PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, **A. ERNST**-ZÜRICH, **H. v. GUTTENBERG**-ROSTOCK,
R. HARDER-GÖTTINGEN, **W. SCHUMACHER**-BONN, **G. TISCHLER**-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND **OTTO RENNER**

43. BAND, 2. HEFT

MIT 65 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 30. DEZEMBER 1953)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1953

Planta (Berl.)

Preis DM 16.80

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik.

Begründet 1925. Herausgegeben von *W. Ruhland, H. Winkler.* Berlin, Springer. Bis Band 21 als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E: Planta".

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä., von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim,* oder an

Professor Dr. Otto Renner, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzinger Straße 67.*

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251
und
Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 2440

Vertriebsvertretung im Ausland:

Lange, Maxwell & Springer Ltd., 242 Marylebone Road, London N.W.1

43. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 2. Heft

Seite

Egle, K., und W. Schenk, Der Einfluß der Temperatur auf die Lage des CO_2-Kompensationspunktes. Mit 8 Textabbildungen 83

Schwemmle, B., Über die tagesperiodischen Änderungen des Reaktionsvermögens von Keimpflanzen auf niedrige Temperatur. Mit 40 Textabbildungen 98

Roth, I., Entwicklungsgeschichtliche und histogenetische Studien an *Sarracenia*-Schlauchblättern. Mit 17 Textabbildungen 133

Planta, Bd. 43, S. 83—97 (1953).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Frankfurt a. M.

DER EINFLUSS DER TEMPERATUR AUF DIE LAGE DES CO_2-KOMPENSATIONSPUNKTES*.

Von

KARL EGLE und WALTER SCHENK.

Mit 8 Textabbildungen.

(Eingegangen am 12. August 1953.)

1. Definition des Begriffes „CO_2-Kompensationspunkt".

Unter dem Begriff Kompensationspunkt versteht man in der Photosyntheseforschung ein dynamisches Gleichgewicht im Gasstoffwechsel der Pflanze, bei dem der (von außen) zu beobachtende Gasaustausch Null wird. In bezug auf den CO_2-Gaswechsel ist die photosynthetische CO_2-Aufnahme beim Kompensationspunkt mengenmäßig der abgegebenen Atmungskohlensäure gleich, d.h. also, daß der Kompensationspunkt dann erreicht ist, wenn die gebildete Atmungskohlensäure vollkommen reassimiliert wird (EGLE und SCHENK 1952). Da diese beim Kompensationspunkt erreichte Gleichgewichtslage somit eine Resultante des photosynthetischen CO_2-Verbrauchs und der respiratorischen CO_2-Produktion darstellt, wird sie von allen Faktoren verändert, die diese beiden gegenläufigen Prozesse in ihrer Intensität beeinflussen. Unter den äußeren Faktoren sind dies, soweit wir bis jetzt sehen können, Lichtintensität, CO_2-Konzentration, Temperatur und Luftfeuchtigkeit.

Im herkömmlichen Sinne versteht man jedoch unter dem Begriff Kompensationspunkt diejenige dynamische Gleichgewichtslage, die sich beim Kohlensäurepartialdruck der atmosphärischen Luft und einer ganz bestimmten Lichtintensität einstellt. Schon sehr geringe Änderungen der Lichtintensität beeinflussen in diesem Falle die photosynthetische Leistung derart, daß kein Gleichgewicht mehr existiert und die CO_2-Aufnahme oder -Abgabe überwiegt. Erhöht man die Lichtintensität, so wird der photosynthetische CO_2-Verbrauch höher, was bei ungenügender Kohlendioxydzufuhr zu einer CO_2-Verarmung in den Assimilationszentren führt. Die photosynthetische Leistung muß bei stärker werdender Kohlendioxydverarmung immer geringer werden, bis schließlich bei einem bestimmten niedrigen CO_2-Partialdruck trotz hoher Lichtintensität nur noch die gebildete Atmungskohlensäure reassimiliert werden kann. Wird bei dem Kompensationspunkt in atmosphärischer Luft die Lichtintensität vermindert, so überwiegt zunächst die Produktion an Atmungskohlensäure den photosynthetischen CO_2-Verbrauch, bis bei

* Herrn Prof. Dr. O. RENNER zum 70. Geburtstag gewidmet.

ungenügender Ableitung der gebildeten Kohlensäure der CO_2-Partialdruck im Gewebe und dessen Umgebung immer höher wird, wobei die Photosynthese auch unter konstant bleibenden Lichtbedingungen ansteigt, bis schließlich eine Gleichgewichtslage (Kompensationspunkt) erneut erreicht wird.

In Abb. 1 sind an *Pellia epiphylla* ermittelte Ergebnisse dargestellt, welche die Abhängigkeit des Kompensationspunktes von der Lichtintensität und dem herrschenden CO_2-Partialdruck veranschaulichen.

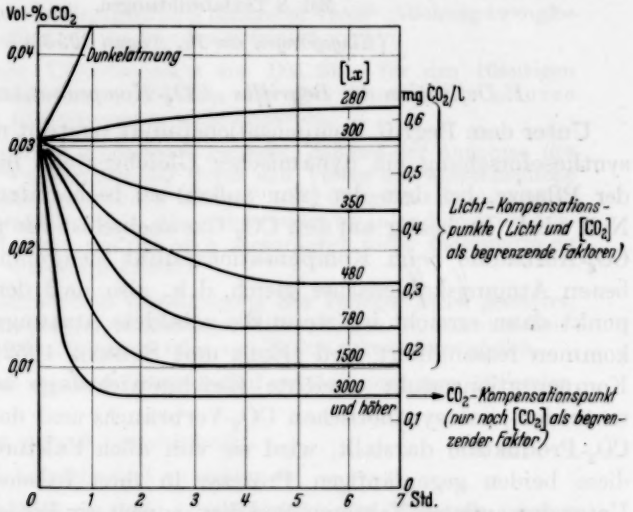


Abb. 1. Zeitliche Veränderung der CO_2-Konzentration in einem abgeschlossenen System bei verschiedenen Lichtintensitäten. *Pellia epiphylla*. Thalli auf einer Fläche von 12 × 16 cm in Versuchskammer ausgebreitet. Frischgewicht: 11,75 g; Trockengewicht: 1,43 g. Temperatur 20° C; relative Luftfeuchtigkeit 100 %.

Die Verarmung bzw. Anreicherung von Kohlendioxyd im und um das Versuchsobjekt wird hier durch den CO_2-Gaswechsel der Thalli bei verschiedenen Lichtintensitäten in einem abgeschlossenen Luftvolumen erreicht, was bei der CO_2-Analyse mit Hilfe des Ultrarotabsorptionsschreibers (URAS) leicht durchzuführen ist (EGLE 1951; EGLE und SCHENK 1951; 1952). Die Steilheit der einzelnen Kurven stellt ein Maß für die je Zeiteinheit erfolgende Kohlendioxydaufnahme bzw. -abgabe des Versuchsmaterials bei einem bestimmten CO_2-Partialdruck im Gewebe bzw. in dessen Umgebung dar. Beim Erreichen der Gleichgewichtslage findet kein meßbarer CO_2-Gaswechsel mehr statt. Daß nicht nur unter den besonderen Bedingungen eines abgeschlossenen Systems, sondern auch in offener atmosphärischer Luft im Gewebe stark beleuchteter Pflanzen sehr große Kohlendioxydverarmungen durch ungenügende CO_2-Zufuhr auftreten, soll in einem anderen Zusammenhang ausführlich beschrieben werden.

Um begrifflichen Verwechslungen vorzubeugen, sollte man jede Gleichgewichtslage zwischen der dissimilatorischen CO_2-Produktion und dem assimilatorischen CO_2-Verbrauch, die sich bei einer bestimmten Lichtintensität und CO_2-Spannung in der Umgebung des Gewebes einstellt, dann als *Lichtkompensationspunkt* bezeichnen, wenn sie durch Variation der Lichtintensität verändert werden kann. Die bisher meist übliche Bezeichnung „Kompensationspunkt" stellt einen Einzelfall dar aus der Reihe der durch Veränderung der Lichtintensität und der CO_2-Spannung sich ergebenden Gleichgewichtslagen: nämlich den Lichtkompensationspunkt bei einem CO_2-Gehalt, der möglichst dem der atmosphärischen Luft entspricht (vgl. Abb. 1).

Im Gegensatz hierzu möchten wir jenen Gleichgewichtszustand als *CO_2-Kompensationspunkt* bezeichnen, der sich bei einem bestimmten niedrigen CO_2-Partialdruck einstellt und durch Erhöhung der Lichtintensität nicht mehr verändert werden kann. Bei der bekannten Abhängigkeit der Photosynthese von der gebotenen CO_2-Konzentration müßte theoretisch für jede Lichtintensität eine CO_2-Spannung existieren, bei der die Atmung durch die Photosynthese gerade kompensiert wird (vgl. Rabinowitch 1951, S. 898). In Wirklichkeit kann sich jedoch das Gaswechselgleichgewicht *trotz weiterer Erhöhung der Lichtintensität* nur bei einer bestimmten für jede Pflanze bzw. deren Organe charakteristischen niedrigsten CO_2-Spannung einstellen, worüber wir in einer früheren Veröffentlichung (Egle und Schenk 1952) eingehend berichtet haben. Nur für diese Gleichgewichtslage ist die Bezeichnung „CO_2-Kompensationspunkt" zutreffend.

Auf die Tatsache, daß im Verlauf der photosynthetischen CO_2-Aufnahme bei höherer Lichtintensität eine unterste CO_2-Konzentration nicht unterschritten werden kann, hat bereits Reinau (1927, 1930) hingewiesen, der somit als erster das Wesen des CO_2-Kompensationspunktes erkannt hat. Gabrielsen (1949) faßte dieses Gleichgewicht als CO_2-Grenzkonzentration für das Anlaufen der Photosynthese auf, eine Auffassung, die wir bereits an anderer Stelle widerlegen konnten (Egle 1951, Egle und Schenk 1952). Zu der Kontroverse zwischen Gabrielsen und Reinau (1949) sei jedoch bemerkt, daß es sich bei der dort diskutierten Streitfrage nicht um eine verschiedene Auslegung des Begriffes „CO_2-Schwellenwert" („Threshold value") handeln kann. Der von Gabrielsen mit dem Begriff „Schwellenwert" bezeichnete Zustand stellt nichts anderes dar als die niedrigste CO_2-Konzentration, bei der sich das Gaswechselgleichgewicht bei hoher Lichtintensität einstellt. Im Sinne unserer Definition handelt es sich hierbei um den CO_2-Kompensationspunkt. Die von Gabrielsen gegen die diesbezüglichen Ausführungen Reinaus vorgebrachten Argumente sind somit nicht zutreffend.

2. Der Einfluß der Temperatur auf die Lage des CO_2-Kompensationspunktes.

Den für das Zustandekommen des CO_2-Kompensationspunktes verantwortlichen Faktoren ist bisher nicht so viel Aufmerksamkeit geschenkt worden wie den mit dem Lichtkompensationspunkt in Zusammenhang stehenden Fragen (vgl. RABINOWITCH 1951, S. 898, 982). Nach den ersten Angaben von REINAU ist dieses Problem von MILLER und BURR (1935) eingehender studiert worden. Ihre Ergebnisse erbrachten den Beweis, daß stark beleuchtete Pflanzen (20000 Lux) die Kohlendioxydkonzentration in einem abgeschlossenen System auf einen Minimalwert von etwa 0,01 Vol.-% CO_2 reduzieren und diesen Wert in vielen Fällen über mehrere Stunden konstant halten. Merkwürdig ist jedoch die Beobachtung dieser Autoren, daß bei einer Reihe von Pflanzen die Lage des CO_2-Kompensationspunktes *unabhängig* von der Temperatur des Versuchsobjektes war. Da das Gaswechselgleichgewicht auch beim CO_2-Kompensationspunkt die Resultate aus der respiratorischen Kohlendioxydproduktion und der photosynthetischen CO_2-Absorption bei einem niedrigen Kohlensäurepartialdruck in der Umgebung des Pflanzenmaterials darstellt, diese beiden Prozesse jedoch recht verschiedene Temperaturkoeffizienten aufweisen, sind diese Ergebnisse mit den bisher bekannten Tatsachen schwer in Einklang zu bringen (vgl. THOMAS und HILL 1950, S. 48; RABINOWITCH 1951, S. 899). THOMAS, HENDRICKS und HILL (1944) fanden in einem abgeschlossenen System in ihren dichten transportablen „Gewächshäusern" über Kulturpflanzenbeständen bei starkem Sonnenlicht Verringerungen der CO_2-Konzentration bis auf Werte von 0,004—0,003 Vol.-%. Die Ergebnisse dieser Autoren zeigen deutlich, daß die Lage des CO_2-Kompensationspunktes bei hoher Lichtintensität eine starke Abhängigkeit von der Temperatur des Versuchsraumes aufweist.

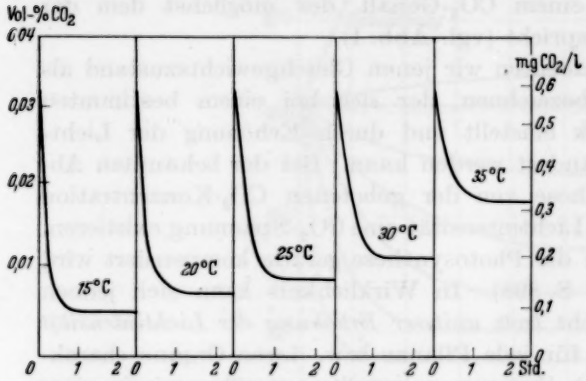


Abb. 2. *Fegatella conica*. Abhängigkeit der CO_2-Kompensationspunktes von der Temperatur. Thalli in natürlicher Wuchsform auf einer Fläche von 12 × 16 cm in der Versuchskammer. Abgeschlossenes Luftvolumen; relative Luftfeuchtigkeit 100 %; Lichtintensität 3000 Lux. (Normale Glühlampe 500 W.)

Im Zuge unserer Untersuchungen über die Reassimilation der Atmungskohlensäure überprüften wir auch die Lage des CO_2-Kompensationspunktes in seiner Temperaturabhängigkeit, zumal diese Frage für die Beurteilung des Diffusionsgefälles der Kohlensäure von großer

Bedeutung ist. Es erschien uns wichtig, die Diffusionsverhältnisse sowohl an den mit nichtvariablen Stomata versehenen Thalli frondoser Lebermoose als auch bei den komplizierten Diffusionssystemen von Laubblättern höherer Pflanzen, bei denen der Gasaustausch durch die Stomatavariation unter Umständen erheblich beeinflußt werden kann, näher zu untersuchen.

Abb. 2 zeigt die Abhängigkeit des CO_2-Kompensationspunktes von der Temperatur bei einem Lebermoosthallus in einem geschlossenen System bei mittlerer Lichtintensität (3000 Lux). Bei den Bedingungen des abgeschlossenen Systems stellt sich durch die photosynthetische CO_2-Aufnahme — vom Kohlendioxydgehalt der atmosphärischen Luft ausgehend — eine CO_2-Verarmung in der Umgebung des Versuchsobjektes ein, so daß der CO_2-Kompensationspunkt schnell erreicht wird. Diese Gleichgewichtslage, bei der also nur noch eine vollständige Reassimilation der Atmungskohlensäure stattfindet, liegt trotz gleichbleibender Lichtintensität bei den verschiedenen Temperaturen bei einem unterschiedlichen CO_2-Partialdruck der Umgebung. Die Lage des CO_2-Kompensationspunktes zeigt somit eine starke Temperaturabhängigkeit dergestalt, daß mit steigender Temperatur die Reassimilation der Atmungskohlensäure bei höheren CO_2-Partialdrucken erreicht wird als dies bei niederer Temperatur der Fall ist. Besonders auffallend ist dieser Effekt zwischen 30 und 35° C.

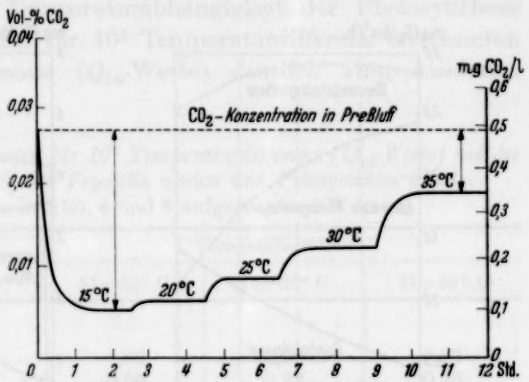


Abb. 3. *Pelargonium zonale.* Abhängigkeit des CO_2-Kompensationspunktes von der Temperatur. Abgeschnittenes Blatt mit Stiel in einem kleinen Wassergefäß (Fläche 81,7 cm², Frischgewicht 3,02 g, Trockengewicht 0,242 g). Abgeschlossenes Luftvolumen; relative Luftfeuchtigkeit 100 %; Beleuchtung 11000 Lux. (Leuchtstoffbirne Philips HPL 250 W.)

Gleichartige Ergebnisse haben wir auch bei Laubblättern (Abb. 3) gefunden. Ausgehend von der gegebenen CO_2-Konzentration der atmosphärischen Luft wurde bei diesen Versuchen nach Erreichen des CO_2-Kompensationspunktes bei niedriger Temperatur (15° C) die Versuchsanordnung nacheinander um 5° C erwärmt (unter Ausgleich des jeweils im abgeschlossenen System dabei entstehenden Überdruckes). Die bei Temperaturerhöhung entstehende neue Gleichgewichtslage wird dadurch verursacht, daß zunächst durch die Förderung der Atmung die CO_2-Produktion den CO_2-Verbrauch bei dieser Lichtintensität überwiegt bis bei dem sich einstellenden höheren CO_2-Partialdruck in der Umgebung

wieder eine vollständige Reassimilation der Atmungskohlensäure erreicht wird. Auch bei dieser Darstellung tritt die wesentlich höhere Lage des Gaswechselgleichgewichts bei 35° deutlich in Erscheinung.

Über das Ausmaß der temperaturbedingten Steigerung der Atmung und der Verringerung der photosynthetischen CO_2-Aufnahme bei höher werdender Temperatur geben die Abb. 4 und 5 Aufschluß. Die Werte für die CO_2-Produktion (Dunkelatmung) und die CO_2-Aufnahme (apparente Photosynthese) sind hierbei in der üblichen Weise aus der Differenz der Kohlensäurekonzentration zwischen der in die Versuchs-

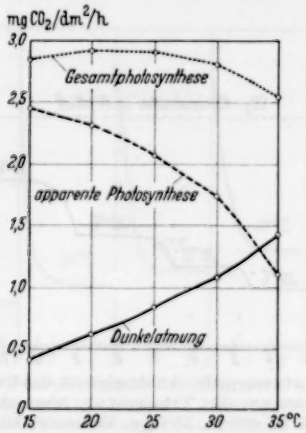


Abb. 4.

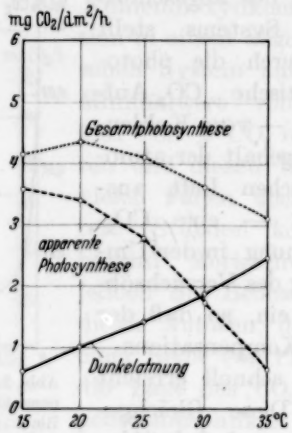


Abb. 5.

Abb. 4. Dunkelatmung, apparente und gesamte Photosynthese von *Fegatella conica*. (Material und Versuchsdaten wie in Abb. 2.)

Abb. 5. Dunkelatmung, apparente und gesamte Photosynthese von *Pelargonium zonale*. (Material und Versuchsdaten wie in Abb. 3).

kammer eintretenden und der aus dieser austretenden Luft ermittelt worden (Offener Gasstrom, Preßluft aus Stahlflaschen, vgl. EGLE und SCHENK 1951). Um eine Beeinträchtigung der CO_2-Abgabe stomataführender Blätter durch den bei höheren CO_2-Partialdrucken leicht eintretenden Spaltenschluß zu vermeiden, ist für die Bestimmung der Atmungswerte kohlendioxydfreie Luft verwendet worden. Die Werte für die gesamte photosynthetisch verarbeitete CO_2-Menge (Gesamtphotosynthese) sind aus der Kohlendioxydaufnahme unter Berücksichtigung der reassimilierten Atmungskohlensäure in der üblichen Weise errechnet worden.

Die Dunkelatmung steigt von 15—35° auf den etwa 4fachen Wert an. Die Kohlendioxydaufnahme sinkt bei steigender Temperatur rasch ab und beträgt bei 35° noch 45% *(Fegatella)* bzw. nur noch 19% *(Pelargonium)* des unter gleichen Beleuchtungsverhältnissen bei 15° ermittelten Wertes. Die für die Gesamtphotosynthese errechneten Werte lassen

eine andere Temperaturabhängigkeit erkennen. Die gesamte photosynthetisch verarbeitete CO_2-Menge ist bei 20 und 25° gleich oder wenig höher wie bei 15° und zeigt erst bei höheren Temperaturen geringere Werte. Bei 35° beträgt die unter gleichen Beleuchtungsverhältnissen verarbeitete Kohlendioxydmenge immerhin noch 89% *(Fegatella)* bzw. 74% *(Pelargonium)* des bei einer Temperatur von 15° ermittelten Wertes. Man muß jedoch hierbei im Auge behalten, daß der Anteil der reassimilierten Atmungskohlensäure bei der Photosynthese unter höheren Temperaturbedingungen wesentlich größer ist als bei niedriger Temperatur.

Die verschiedenartige Temperaturabhängigkeit der Photosynthese und Atmung kommt in den für 10° Temperaturdifferenz errechneten Koeffizienten dieser Prozesse (Q_{10}-Werte) deutlich zum Ausdruck (Tabelle 1).

Tabelle 1. *Temperaturkoeffizienten für 10° Temperaturdifferenz (Q_{10}-Werte) bei der Photosynthese und Atmung von Fegatella conica und Pelargonium zonale.* (Errechnet nach den in Abb. 4 und 5 aufgetragenen Werten.)

	Temperaturintervall		
	15—25° C	20—30° C	25—35° C
Gesamtphotosynthese			
Fegatella	1,02	0,96	0,87
Pelargonium	0,99	0,82	0,75
Apparente Photosynthese			
Fegatella	0,85	0,76	0,53
Pelargonium	0,78	0,51	0,23
Dunkelatmung			
Fegatella	2,08	1,76	1,71
Pelargonium	2,32	1,88	1,76

Die für chemische Reaktionen im allgemeinen typischen Q_{10}-Werte in der Größenordnung = 2 findet man bei der Dunkelatmung noch hinreichend verwirklicht. Die für die Gesamtphotosynthese des Kohlendioxyds und ganz besonders für die apparente Photosynthese ermittelten Q_{10}-Werte weichen jedoch — ganz besonders bei höherer Temperatur — so stark von den bei physikalischen Vorgängen oder photochemischen Reaktionen beobachteten Temperaturkoeffizienten (Q_{10} meist zwischen 1,0 und 1,4) ab, daß man von vornherein auf eine temperaturabhängige Veränderung der Reaktions*bedingungen* schließen muß.

3. Temperaturabhängige Veränderungen im CO_2-Diffusionsgefälle bei der Photosynthese.

Die im Vergleich zur Atmung ganz andersartige Temperaturabhängigkeit der Photosynthese ist schon häufig beobachtet worden (vgl. Lundegårdh 1949 und die dort zitierte Literatur). Man hat bisher diese Tatsache damit erklärt, daß bei der Photosynthese zumindest eine

Teilreaktion aus einem temperaturunabhängigen Prozeß besteht und daß somit die Gültigkeit der VAN'T HOFFschen Regel für den Gesamtvorgang gar nicht zu erwarten ist. Auf Grund unserer hier mitgeteilten Ergebnisse über die Temperaturabhängigkeit des CO_2-Kompensationspunktes und zahlreicher Beobachtungen über die Umkehr des CO_2-Diffusionsgefälles bei der Photosynthese und Atmung der Pflanzen[1] wollen wir auf einen Faktor hinweisen, der uns zur Deutung dieses Phänomens von Wichtigkeit zu sein scheint und der — soweit wir sehen können — bisher wenig Beachtung gefunden hat. Es ist dies die von der Temperatur beeinflußte Kohlendioxydversorgung des photosynthetischen Apparats durch die Veränderung des CO_2-Diffusionsgefälles zwischen Umgebung und Reaktionsort, die bei einer Analyse des Gesamtprozesses mitberücksichtigt werden muß.

Die aus den Messungen des CO_2-Gaswechsels ermittelte photosynthetische Leistung der Pflanzen ist die Resultante aus einem Komplex von Teilvorgängen, zu denen neben den in letzter Zeit besonders eingehend untersuchten photochemischen Vorgängen und chemischen Reaktionen auch die experimentell wenig untersuchte Diffusion des Kohlendioxyds an die Stellen seiner Bindung und Weiterverarbeitung gehört. Die vor der eigentlichen photosynthetischen Weiterverarbeitung stattfindende Kohlendioxydaufnahme in das pflanzliche Gewebe (aus dem umgebenden Medium an die Bindungs- und Reaktionsorte) ist ein Diffusionsvorgang, der nur in der Richtung eines CO_2-Konzentrationsgefälles erfolgt. Der obere Wert dieses Gefälles ist durch die CO_2-Konzentration in dem die Pflanzen umgebenden Medium, der untere Wert ist durch den CO_2-Partialdruck an den Reaktionsorten im Gewebe gegeben. Der Ermittlung des CO_2-Partialdruckes an den Stellen der photosynthetischen Kohlendioxydverarbeitung — etwa in den Chloroplasten — stellen sich methodische Schwierigkeiten entgegen. Bei der von uns verwendeten rein physikalischen CO_2-Bestimmungsmethode mit Hilfe des Ultrarotabsorptionsschreibers können wir zumindest einige Aussagen über den Partialdruck des Kohlendioxyds *im assimilierenden Gewebe* bei verschiedenen Belichtungs- und Temperaturverhältnissen machen. In dem sich jeweils beim Erreichen eines Kompensationspunktes einstellenden Gaswechselgleichgewicht ist nämlich nicht nur die Kohlendioxydproduktion und -absorption mengenmäßig gleich, sondern auch der CO_2-Partialdruck im Innern des Gewebes kommt dem der umgebenden Luft gleich. Somit besteht in diesem Zustand bei einem bestimmten CO_2-Partialdruck, den wir genau ermitteln können, kein Diffusionsgefälle für Kohlendioxyd zwischen umgebendem Medium und Gewebe. Am CO_2-Kompensationspunkt ist daher bei der jeweils herrschenden Temperatur der niedrigste erreichbare Wert für den unteren Punkt des maximalen

[1] Noch nicht veröffentlicht.

CO_2-Diffusionsgefälles gegeben. Bei der durch eine Temperaturerhöhung verursachten Einstellung des CO_2-Kompensationspunktes bei höheren Kohlensäurepartialdrucken ist somit auch ein wesentlich geringeres CO_2-Diffusionsgefälle von der Umluft an die Stellen des CO_2-Verbrauchs vorhanden (in Abb. 3 mit Differenzpfeilen gekennzeichnet). Dieses bei höherer Temperatur kleinere Diffusionsgefälle bedingt schon *rein physikalisch* eine verringerte CO_2-Zufuhr in das Gewebe und somit auch eine geringere Kohlendioxydaufnahme (apparente Photosynthese) unter sonst gleichen Lichtverhältnissen. Dies zeigt sich zwangsweise — wenn auch

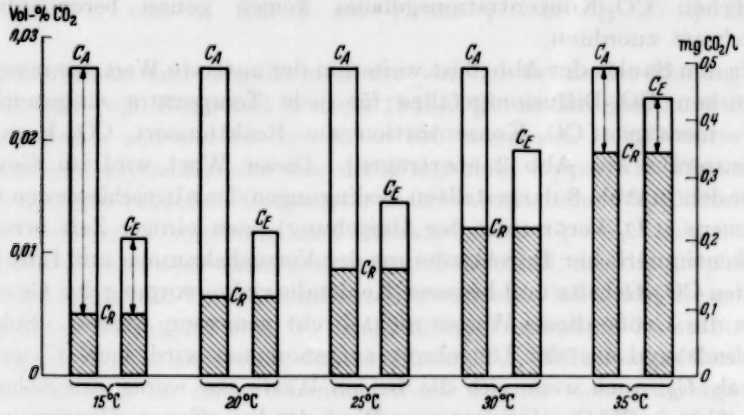


Abb. 6. *Pelargonium zonale*. CO_2-Konzentrationsgefälle bei verschiedener Temperatur (Erläuterungen im Text.)

in geringerem Ausmaß — bei der Berechnung der photosynthetisch verarbeiteten Kohlendioxydmenge aus der gemessenen CO_2-Aufnahme unter Berücksichtigung der als Dunkelatmung ermittelten und bei Belichtung reassimilierten Kohlensäuremenge.

Das bei verschiedenen Temperaturen herrschende unterschiedliche CO_2-Diffusionsgefälle zwischen Umgebung und Reaktionsort soll Abb. 6 erläutern. Die für jede Versuchstemperatur dargestellten Säulen veranschaulichen mit ihrer Höhe den CO_2-Gehalt der in die Versuchskammer eingeleiteten und der aus dieser abgeleiteten Preßluft (C_A = CO_2-Konzentration am Anfang, C_E = CO_2-Konzentration am Ende der Versuchskammer). In dem Abfall der CO_2-Konzentration innerhalb der Kammer kommt die Kohlendioxydaufnahme des Versuchsobjektes (apparente Photosynthese) unter den gegebenen Verhältnissen zum Ausdruck (die in Abb. 5 graphisch dargestellten Werte für die apparente Photosynthese sind aus der Abnahme des CO_2-Gehaltes der über das belichtete *Pelargonium*-Blatt hinweggeleiteten Preßluft — also aus C_A—C_E — ermittelt). Der oberste Wert des maximal möglichen Konzentrationsgefälles für Kohlendioxyd ist daher nicht allein durch den konstanten CO_2-Gehalt der verwendeten Preßluft (C_A = 0,027 Vol.-%

bzw. 0,495 mg/Liter) festgelegt. Durch die Kohlendioxydaufnahme des belichteten Gewebes fällt die CO_2-Spannung in dessen Umgebung kontinuierlich ab, so daß die am Anfang und am Ende der Versuchskammer gelegenen vergleichbaren Zellschichten an einen Luftraum unterschiedlichen CO_2-Gehaltes (C_A—C_E) angrenzen (vgl. EGLE und SCHENK 1952, Abb. 6). Da uns hierbei nur C_A und C_E, nicht aber die dazwischen liegenden Werte und somit auch nicht der Verlauf des CO_2-Abfalls in der Umluft im einzelnen bekannt sind, können wir dem oberen Wert des bei der Kohlendioxydaufnahme in das belichtete Gewebe maximal möglichen CO_2-Konzentrationsgefälles keinen genau berechenbaren Mittelwert zuordnen.

In den Säulen der Abb. 6 ist weiterhin der unterste Wert des maximal möglichen CO_2-Diffusionsgefälles für jede Temperatur eingezeichnet (C_R = niedrigste CO_2-Konzentration am Reaktionsort, CO_2-Kompensationspunkt aus Abb. 3 übertragen). Dieser Wert wird im Gewebe unter den in Abb. 3 dargestellten Bedingungen des abgeschlossenen Gasvolumens (CO_2-Verarmung der Umgebung) nach einiger Zeit erreicht. Bei kontinuierlicher Durchströmung der Versuchskammer mit Luft konstanten CO_2-Gehalts und besserer Kohlendioxydversorgung des Gewebes kann die Größe dieses Wertes nicht direkt gemessen werden. Solange Kohlendioxyd aus der Umgebung aufgenommen wird, muß C_E größer sein als C_R, auch wenn sich die beiden Werte nur wenig unterscheiden (vgl. Abb. 6, 35° C). Der unterste Wert des bei offenem Gasstrom vorhandenen Diffusionsgefälles für Kohlendioxyd muß daher kleiner sein als C_E und kann somit nur wenig größer als der entsprechende Wert C_R des maximal möglichen Gefälles oder gar mit diesem identisch sein.

Aus der Darstellung in Abb. 6 ist deutlich zu erkennen, daß das CO_2-Diffusionsgefälle zwischen Umgebung und Reaktionsort kleiner wird, wenn der Partialdruck des Kohlendioxyds im belichteten Gewebe mit höher werdender Temperatur ansteigt. Um die quantitativen Beziehungen zwischen dem CO_2-Gaswechsel bei verschiedenen Temperaturen und dem jeweils herrschenden Diffusionsgefälle für Kohlendioxyd herauszustellen, sind in Tabelle 2 die ermittelten und bereits der graphischen Darstellung in Abb. 5 zugrunde gelegten Werte für die Kohlendioxydproduktion bei der Dunkelatmung sowie für die apparente Kohlendioxydaufnahme und die gesamte photosynthetisch verarbeitete CO_2-Menge zusammengestellt (Spalte 1—3). Ein Vergleich der auf eine Temperatur von 15° bezogenen Relativwerte für die Dunkelatmung und die beim CO_2-Kompensationspunkt herrschende Kohlendioxydspannung (Spalte 4 und 5) zeigt, daß keine direkte Proportionalität zwischen der Produktion von Atmungskohlensäure und dem untersten Wert des maximalen CO_2-Diffusionsgefälles herrscht, was nicht verwunderlich ist, da ja die bei CO_2-Mangel erreichte Gleichgewichtslage zwischen Kohlen-

Tabelle 2.

Temperatur °C	1 Totale Photosynthese	2 Apparente Photosynthese	3 Dunkelatmung	4 Relative Werte Dunkelatmung	5 Relative Werte, C_R	6 Relative Werte apparente Photosynthese	7 Relative Werte $C_A - C_R$	8 $\frac{C_A - C_R}{C_E - C_R}$
	mg CO_2/dm³/h							
15	4,16	3,56	0,60	100	100	100	100	3,48
20	4,37	3,38	0,99	164	126	95	94	3,80
25	4,15	2,76	1,39	232	170	78	84	3,22
30	3,58	1,73	1,85	308	236	49	68	2,48
35	3,08	0,63	2,45	408	365	18	37	1,57

dioxydaufnahme und -abgabe nicht *nur* von der Größe der Atmung bestimmt wird (vgl. Egle und Schenk 1952). Die in den Spalten 6 und 7 aufgetragenen und auf die bei 15° = 100 bezogenen Relativwerte für die Kohlendioxydaufnahme aus der Umgebung (apparente Photosynthese) und das bei jeder Temperatur maximal mögliche CO_2-Diffusionsgefälle zwischen Umgebung und Reaktionsort (C_A—C_R) zeigen mit steigender Temperatur einen kontinuierlichen Abfall, den die graphische Darstellung in Abb. 7 noch deutlicher hervortreten läßt. Mit steigender Temperatur verringert sich die Kohlendioxydaufnahme in stärkerem Ausmaß als der Verkleinerung des maximalen CO_2-Diffusionsgefälles entspricht, so daß die entsprechenden Werte immer weiter divergieren. Während also bei niedriger Temperatur (bis 20°) die apparente Photosynthese der Verkleinerung des maximalen CO_2-Diffusionsgefälles direkt proportional ist, wird bei höherer Temperatur (25—35°) weniger Kohlendioxyd aufgenommen als der Verringerung des Diffusionsgefälles entsprechen würde. Wenn wir jedoch berücksichtigen, daß das maximal mögliche CO_2-Diffusionsgefälle nicht an allen Stellen des Versuchsobjektes herrscht, sondern als Folge der Kohlendioxydaufnahme aus der über das belichtete Gewebe hinwegstreichenden Luft in einer uns im einzelnen noch nicht bekannten Weise kleiner wird, können wir annehmen, daß die Divergenz zwischen apparenter Photosynthese und tatsächlich herrschendem Diffusionsgefälle auch bei höheren Versuchstemperaturen kleiner ist, als dies in Abb. 7 zum Ausdruck kommt. Es besteht kein Zweifel, daß die Kohlendioxydaufnahme eines belichteten Gewebes aus der Umgebung (apparente Photosynthese) in hohem Maße von dem bei verschiedenen Temperaturen recht unterschiedlichen Gefälle zwischen dem CO_2-Partialdruck des umgebenden Mediums und der CO_2-Konzentration am Reaktionsort bestimmt wird.

Über die Temperaturabhängigkeit der aus der CO_2-Aufnahme und der reassimilierten Atmungskohlensäure errechneten Gesamtphotosynthese liegen zahlreiche Untersuchungen vor (vgl. Lundegardh 1949, S. 117ff.), nach denen dieser Prozeß in Form einer Optimumkurve

verläuft, bei welcher die Lage des Optimums durch die Faktoren „Licht" und „Kohlensäurekonzentration in der Umgebung" erheblich verschoben werden kann. Durch stärkere Beleuchtung und höhere CO_2-Konzentration wird das Optimum der Photosynthese bei höherer Temperatur erreicht. Da gerade durch diese beiden Faktoren der untere und obere Wert des CO_2-Diffusionsgefälles verändert wird, indem durch höhere Lichtintensität der CO_2-Partialdruck im Innern des Gewebes — unter Umständen bis nahe an den Wert des CO_2-Kompensationspunktes — erniedrigt und durch höheren Kohlensäuregehalt der Umluft der obere

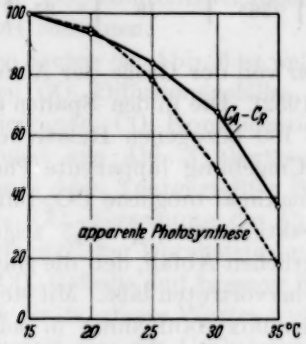


Abb. 7.

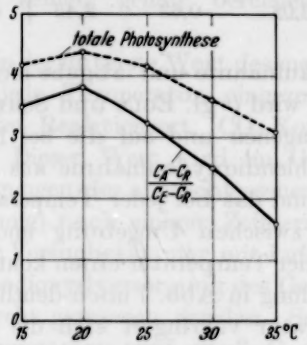


Abb. 8.

Abb. 7. *Pelargonium zonale*. Relativwerte für die apparente Photosynthese und für das maximale CO_2-Diffusionsgefälle zwischen Umgebung und Reaktionsort ($C_A - C_R$) bei verschiedener Temperatur. (Erläuterungen im Text.)

Abb. 8. Gesamtphotosynthese eines *Pelargonium*-Blattes (in mg CO_2/dm²/h; Werte aus Abb. 5 übertragen) und das am gleichen Objekt unter denselben Versuchsbedingungen ermittelte Verhältnis zwischen dem maximalen CO_2-Diffusionsgefälle am Anfang und am Ende der Versuchskammer. (Weitere Erläuterungen im Text.)

Wert des CO_2-Diffusionsgefälles erhöht wird, lag es nahe, die bekannten und in der Ökologie viel diskutierten „Temperatur-Optimumkurven" der Photosynthese ebenfalls zu den temperaturabhängigen Veränderungen des CO_2-Diffusionsgefälles in Beziehung zu bringen.

Abb. 8 zeigt die Temperaturabhängigkeit der Gesamtphotosynthese eines Pelargoniumblattes (aus Abb. 5 übertragen) mit einem Temperaturoptimum bei 20° C. Die zweite Kurve in Abb. 8 stellt das am gleichen Objekt unter denselben Versuchsbedingungen ermittelte Verhältnis zwischen dem maximalen CO_2-Diffusionsgefälle am Anfang und am Ende der Versuchskammer, also den Wert $C_A - C_R / C_E - C_R$ bei den verschiedenen Versuchstemperaturen dar (Zahlenwerte sind in Tabelle 2, Spalte 8 enthalten). Diese Verhältniszahl bringt die Veränderung des Diffusionsgefälles für Kohlendioxyd in der Umluft über dem Niveau des CO_2-Partialdrucks im belichteten Gewebe (C_R) zum Ausdruck. Da die Größe von C_R in hohem Maße von der produzierten Menge an Atmungskohlensäure bestimmt wird, veranschaulicht der Quotient $C_A - C_R : C_E - C_R$ die Diffusionsbedingungen für die gesamte

photosynthetisch verarbeitete Kohlendioxydmenge bei den verschiedenen Versuchstemperaturen. Der Verlauf der beiden Kurven in Abb. 8 zeigt deutlich, daß die Diffusions*bedingungen* für Kohlendioxyd unter Einbeziehung der reassimilierten Atmungskohlensäure eine ähnliche Temperaturabhängigkeit mit einem bei der gleichen Temperatur liegenden Optimum aufweisen wie der Photosyntheseprozeß selbst. Dem Temperaturoptimum der photosynthetischen Leistung steht somit ein bei der gleichen Temperatur existierendes Optimum einer physikalischen Größe, des CO_2-Diffusionsgefälles, gegenüber. Da auch bei anderen Versuchsobjekten ein ähnlich synchroner Verlauf der Temperaturkurve für die Gesamtphotosynthese mit den entsprechenden Werten für die Diffusionsbedingungen des Kohlendioxyds auftrat, können wir annehmen, daß die Temperaturabhängigkeit des Photosyntheseprozesses in Form einer Optimumkurve in hohem Maße von dem jeweils über dem Niveau des Kohlensäurepartialdrucks im Gewebe herrschenden CO_2-Gefälle in der Umluft beeinflußt wird. Wie die wiederholt beobachtete „Mehrgipfeligkeit der Temperaturassimilationskurven" mit den jeweils herrschenden Diffusionsbedingungen für Kohlendioxyd in Einklang gebracht werden kann, soll einer gesonderten Untersuchung vorbehalten bleiben.

Bei der Analyse der Temperaturwirkung auf die photosynthetische Leistung einer Pflanze muß man somit einen rein *physikalischen Faktor* berücksichtigen, der durch das temperaturabhängige CO_2-Diffusionsgefälle zwischen Umluft und Reaktionsort gegeben ist und der sich bei der Kohlendioxydversorgung der Reaktionsorte in hohem Maße auswirkt. Das bei den verschiedenen Temperaturen wirklich vorliegende CO_2-Diffusionsgefälle wird als physikalische Größe genau wie sein beim CO_2-Kompensationspunkt erreichbarer maximaler Wert durch biologische Vorgänge und anatomische Differenzierungen bestimmt (wie z. B. durch das „Mengenverhältnis der nur atmenden zu den auch assimilierenden Zellbestandteilen", vgl. Egle und Schenk 1952, S. 93). Somit ist dieser auf einem Komplex biologischer Gegebenheiten beruhende und für die Diffusion des Kohlendioxyds verantwortliche physikalische Faktor von der jeweiligen Struktur der Pflanze abhängig und dürfte in vergleichbaren Assimilationsorganen nicht nur von Art zu Art, sondern z. B. auch zwischen Sonnen- und Schattenblättern oder normal grünen und *Aurea*-Blättern der gleichen Spezies unter Umständen recht verschieden sein.

Als *physikalischer* Vorgang wird die Diffusion des Kohlendioxyds in das pflanzliche Gewebe wohl in erster Linie durch das vorhandene und bei verschiedener Temperatur unterschiedliche Diffusionsgefälle bestimmt. Man muß jedoch berücksichtigen, daß die Diffusions*geschwindigkeit* auch schon rein physikalisch durch einen Temperaturkoeffi-

zienten beeinflußt wird, dessen Auswirkung die durch das Gefälle gegebene Proportionalität der Diffusion überlagert. Daneben wird die CO_2-Diffusion von der umgebenden Luft bis an die Stellen der photosynthetischen Verarbeitung ohne Zweifel auch noch durch temperaturabhängige *physiologische Faktoren* beeinflußt, von welchen neben der einigermaßen kontrollierbaren Stomatavariation nur die (wenig untersuchte) temperaturabhängige Permeabilität des Protoplasten oder dessen äußerer Schicht für Wasser und das darin gelöste (oder dissoziierte) Kohlendioxyd erwähnt werden soll. Die Auswirkungen dieser physiologischen Faktoren auf den Gesamtvorgang der CO_2-Diffusion sind ohne Zweifel schwieriger zu erfassen als der Einfluß der physikalischen Faktoren.

In physiologischen und ökologischen Erörterungen muß die Analyse der Temperaturwirkung auf die Photosynthese von den durch die Temperatur veränderten Diffusions*bedingungen* für Kohlendioxyd ausgehen, ehe nicht näher definierte „protoplasmatische Faktoren" oder ein bestimmtes „Reaktionsverhalten" zur Deutung dieses Phänomens herangezogen werden. Die physikalischen Bedingungen für die Diffusion des Kohlendioxyds in das pflanzliche Gewebe sind durch das CO_2-Konzentrationsgefälle zwischen Umgebung und Reaktionsort gegeben. Da der CO_2-Partialdruck im belichteten Gewebe als unterer Wert des Konzentrationsgefälles in hohem Maße von der Temperatur abhängig ist, kommt der experimentellen Ermittlung dieses Wertes für die Beurteilung des jeweils vorhandenen CO_2-Diffusionsgefälles eine besondere Bedeutung zu. Nachdem die Auswertung des bei verschiedenen Temperaturen herrschenden CO_2-Diffusionsgefälles zwischen Umgebung und Reaktionsort eine „Temperaturoptimumkurve" ergibt (Abb. 8), liegt die Annahme nahe, daß die Temperaturabhängigkeit der Photosynthese nicht so sehr mit der photochemischen und chemischen Verarbeitung des Kohlendioxyds als vielmehr mit seiner vor der Bindung und Reduktion stattfindenden Diffusion an die Reaktionsorte zusammenhängt. Die „Regel von dem gleitenden T-Optimum der CO_2-Assimilation", der LUNDEGÅRDH (1949, S. 118) eine erhebliche ökologische Bedeutung beimißt, würde dadurch eine physikalisch-physiologische Erklärung erfahren, ebenso wie die Beobachtung, daß „die jeweilige Lage der Optimumpunkte bis zu einem gewissen Grad artspezifisch" ist.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft, Bad Godesberg, sowie der Badischen Anilin- und Sodafabrik, Ludwigshafen a. Rh., sind wir für die Unterstützung unserer Arbeit zu großem Dank verpflichtet.

Zusammenfassung.

Der Begriff „CO_2-Kompensationspunkt" wird im Vergleich zum Begriff „Licht-Kompensationspunkt" an Hand von Meßergebnissen erläutert. Die Lage des CO_2-Kompensationspunktes ist von der Tem-

peratur abhängig derart, daß sich bei höherer Temperatur das Gleichgewicht zwischen CO_2-Aufnahme und -abgabe im belichteten Gewebe bei einem höheren CO_2-Partialdruck der Umgebung einstellt. Die Temperaturkoeffizienten für die Dunkelatmung, die apparente und die gesamte Photosynthese werden in Form von Q_{10}-Werten wiedergegeben. Da diese Werte bei der photosynthetischen CO_2Verarbeitung wesentlich kleiner sind wie die bei photochemischen und chemischen Reaktionen beobachteten Temperaturkoeffizienten, wurde vermutet, daß der mit zunehmender Temperatur beobachtete steile Abfall der apparenten Photosynthese sowie die Temperaturabhängigkeit der Gesamtphotosynthese in Form einer Optimumkurve auf eine temperaturabhängige Veränderung der Reaktions*bedingungen* zurückzuführen ist. Solche temperaturbedingten Veränderungen sind in bezug auf das CO_2-Diffusionsgefälle zwischen der die Pflanze umgebenden Luft und den Reaktionsorten für die Bindung und photosynthetische Verarbeitung des Kohlendioxyds im Gewebe gegeben, so daß anzunehmen ist, daß die beobachteten Temperaturwirkungen in erster Linie auf temperaturbedingte Veränderungen physikalisch-physiologischer Größen bei dem vor der eigentlichen photochemischen und chemischen CO_2-Verarbeitung stattfindenden Diffusionsvorgang zurückzuführen sind.

Literatur.

EGLE, K.: Photosynthese bei geringen CO_2-Partialdrucken. Naturwiss. **38**, 350 (1951). — EGLE, K., u. W. SCHENK: Die Anwendung des Ultrarotabsorptionsschreibers in der Photosyntheseforschung. Ber. dtsch. bot. Ges. **64**, 181 (1951). — Untersuchungen über die Reassimilation der Atmungskohlensäure bei der Photosynthese der Pflanzen. Beitr. Biol. Pflanz. **29**, 75 (1952). — GABRIELSEN, E. K.: Photosynthesis in leaves at very low carbon dioxide concentrations. Nature (Lond.) **163**, 359 (1949). — Bemerkungen zur Mitteilung von E. H. REINAU: Zur CO_2-Resttheorie im Pflanzenbau. Experientia (Basel) **5**, 368 (1949). — LUNDEGÅRDH, H.: Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben, 3. Aufl. Jena 1949. — MILLER, E. S., and G. O. BURR: Carbon dioxide balance at high light intensities. Plant Physiol. **10**, 93 (1935). — RABINOWITCH, E. I.: Photosynthesis and related processes, Bd. I, New York 1945; Bd. II/1, New York 1951. — REINAU, E.: Kohlensäure und Pflanzen. Halle 1920. — Praktische Kohlensäuredüngung. Berlin 1927. — Zur Resttheorie im Pflanzenbau. Experientia (Basel) **5**, 367 (1949). — THOMAS, M. D., and G. R. HILL: The continuous measurement of photosynthesis, respiration and transpiration of alfalfa and wheat growing under field conditions. Plant Physiol. **12**, 285 (1937). — THOMAS, M. D., R. H. HENDRICKS and G. R. HILL: Apparent equilibrium between photosynthesis and respiration in an unrenewed atmosphere. Plant Physiol. **19**, 370 (1944).

Prof. Dr. K. EGLE, Frankfurt a.M., Botanisches Institut der Universität.
Dr. W. SCHENK, Geisenheim a. Rh., Institut für Rebenzüchtung der Lehr- und Forschungsanstalt für Wein-, Obst- und Gartenbau.

Planta, Bd. 43, S. 98—132 (1953).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Tübingen.

ÜBER DIE TAGESPERIODISCHEN ÄNDERUNGEN DES REAKTIONSVERMÖGENS VON KEIMPFLANZEN AUF NIEDRIGE TEMPERATUR.

Von

BERTHOLD SCHWEMMLE.

Mit 40 Textabbildungen.

(Eingegangen am 9. Juli 1953.)

I. Einleitung.

Bei gegebenem Licht-Dunkel-Cyclus pflegt die vegetative und reproduktive Entwicklung der Pflanzen dann am besten zu sein, wenn die (relativ hohe) optimale Tagestemperatur mit einer bestimmten, nach den bisherigen Untersuchungen stets niedrigeren optimalen Nachttemperatur wechselt (*Thermoperiodismus:* WENT 1944a, b, 1950a; DORLAND u. WENT 1947; SHIH-WEI LOO 1946). Dies könnte einmal einfach auf den Folgen der durch die kühle Temperatur herabgesetzten nächtlichen Atmung bzw. des dadurch verminderten nächtlichen Substanzverlustes beruhen. Dafür spricht, daß nach der Keimung die günstigste Nachttemperatur zunächst ebenso hoch liegt wie die optimale Tagestemperatur, und sie erst mit zunehmendem Alter der Pflanzen allmählich absinkt (WENT bei Tomaten 1945, 1948, 1950b).

WENT selbst folgerte, daß während der Licht- und der Dunkelperiode in der Pflanze verschiedene Vorgänge mit unterschiedlicher Temperaturabhängigkeit ablaufen. Das läßt einen Einfluß der endogenen Tagesrhythmik vermuten, deren physiologisch selbstgesteuerte Phasen sich unter anderem durch unterschiedliche Fermentaktivität und Stoffwechselleistungen auszeichnen (vgl. BÜNNING 1942, 1944, 1950, 1951 und die dort jeweils zitierte Literatur; HARDER 1949) und die ebenso wie durch einen Licht-Dunkel-Wechsel auch durch einen Temperaturwechsel einreguliert werden können.

Für die weitere Analyse der thermoperiodischen Erscheinungen, insbesondere für die Entscheidung, ob einfach jene Atmungshemmung oder etwa die unterschiedlichen Temperaturansprüche der einzelnen Phasen der endogenen Tagesrhythmik maßgebend sind, mußte deshalb zunächst geklärt werden, ob der niederen Temperatur während der ganzen Dunkelheit gleichmäßig starke Bedeutung zukommt oder ob sie zu verschiedenen Zeiten auf die pflanzliche Entwicklung unterschiedlich einwirkt. Daraus ergeben sich folgende Teilfragen:

1. Werden die Wachstums- und Stoffwechselprozesse durch niedrige Temperaturen zu verschiedener Zeit der täglichen Dunkelperiode unterschiedlich beeinflußt?

2. Ist dabei eine Beziehung zwischen der einwirkenden niederen Temperatur und dem Ablauf tagesrhythmischer Vorgänge zu erkennen?

Als Kriterien wurden das Streckungswachstum, die Substanzproduktion und die Chlorophyllbildung bei Keimlingen verfolgt, die sich für derartige Untersuchungen besonders eignen, weil sie mit hoher Entwicklungsintensität eine relativ starke Beeinflußbarkeit verbinden. Da sich Lang- und Kurztagpflanzen in der zeitlichen Aufeinanderfolge der endogen gesteuerten Phasen unterscheiden, mußten beide photoperiodischen Typen geprüft werden.

II. Material und Methode.

1. Versuchsobjekte.

Versuchsobjekte waren die Keimpflanzen folgender Arten (Herkunft und Erntejahr in Klammern):

Langtagpflanzen (LTP):

Beta vulgaris, Stammform (Botanischer Garten Tübingen 1951), *Beta vulgaris saccharifera* (Botanischer Garten Tübingen 1951), *Brassica nigra* (Saatzuchtanstalt der Landwirtschaftlichen Hochschule Hohenheim 1951), *Lactuca sativa*, Ruhm von Marbach Botanischer Garten Tübingen 1950), *Lepidium sativum* (Samenhandlung Hild, Marbach 1951), *Plantago lanceolata* (Botanischer Garten Tübingen 1951), *Triticum vulgare* (Botanischer Garten Tübingen 1951).

Kurztagpflanzen (KTP):

Cannabis sativa (Botanischer Garten Tübingen 1951), *Cosmos bipinnatus* (Botanischer Garten Erlangen 1951), *Cosmos sulfureus* (Botanischer Garten Tübingen 1951), *Perilla ocymoides* (Botanisches Institut Tübingen 1950), *Salvia splendens* (Botanischer Garten Tübingen 1950), *Xanthium strumarium* (Botanischer Garten Tübingen 1951), *Oryza sativa* (Botanischer Garten Tübingen 1951).

Bei sämtlichen Versuchen mit einer Art kam dasselbe Saatgut zur Verwendung. Die Keimprozentzahlen betrugen durchweg 75—95%.

Die ausgelesenen Samen wurden auf feuchtem Filtrierpapier in Petrischalen ausgelegt, in einem Thermostaten bei 24° C konstant im Dunkeln zur Keimung gebracht und die Keimlinge nach 24—48 Std, je nach Art, zu je 25—30 in kleine mit gewaschenem Flußsand gefüllte Tontöpfe (⌀ 8 cm) pikiert. Dabei wurde streng auf den gleichen Entwicklungszustand geachtet (Keimwurzellänge 5 mm), um individuelle Schwankungen möglichst auszuschalten.

2. Versuchsdurchführung.

Sofort nach dem Pikieren wurden die Keimlinge unter die besonderen Bedingungen des betreffenden Versuches gebracht.

Jede Versuchsserie bestand aus 6 Gruppen (je Gruppe 50—90 Keimpflanzen) und wurde einem 4:$\underline{20}$ Std-Tag[1] bei einer Temperatur von 24° C ausgesetzt. In die 20stündige Dunkelperiode eingeschaltet wurden

[1] Die Dunkelperioden sind jeweils unterstrichen.

4stündige Perioden niederer Temperatur von 9° C (im folgenden kurz „Kälte" genannt), die bei den Versuchsgruppen 1—5 jeweils um 4 Std gegeneinander verschoben wurden. Somit erhielt Gruppe 1 die „Kälte" sofort anschließend an die Lichtperiode, Gruppe 5 unmittelbar vor der Lichtperiode (vgl. Abb. 1). Die Vergleichsgruppe V (Kontrolle) erhielt bei sonst gleicher Behandlung keine „Kälteperiode". Die Zeit des Pikierens fiel immer in die 1. Lichtperiode.

Die Belichtung erfolgte im Konstanzraum bei 24° ± 0,5° unter 9 Osram-HNT-Leuchtröhren (5 zu 25 Watt, dazwischen 4 zu 40 Watt). Die Lichtintensität

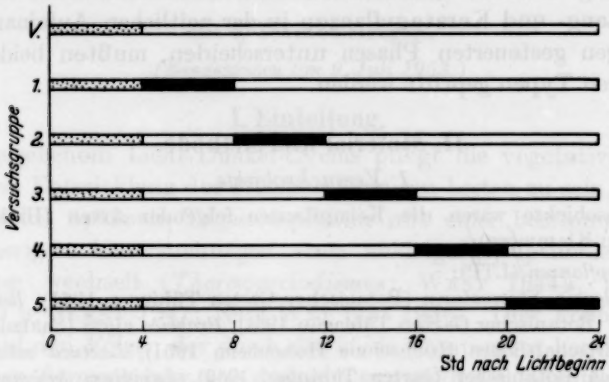


Abb. 1. Schema der Versuchsdurchführung (Grundversuch). Erläuterung im Text. Punktiert: 4stündige Lichtperiode. Schwarz: Perioden niederer Temperatur während der warmen Dunkelperiode.

betrug in Pflanzenhöhe gleichmäßig 3700 Lux, der Abstand von der Lichtquelle 50 cm, die relative Feuchtigkeit im Raum 75—95% (aber mit unperiodischen Schwankungen).

Die anschließende Dunkelperiode erhielten die Versuchsgruppen getrennt unter Dunkelstürzen in einer temperaturkonstanten Dunkelkammer (24° ± 0,5°) bei einer relativen Feuchtigkeit von 90—95% unter den Stürzen.

Für die Dauer der Kälteperiode kamen die Versuchstöpfe in eine BBC-Kühltruhe von 9° ± 1° und einer relativen Feuchtigkeit von etwa 95%.

Beim Umstellen während der Dunkelperiode wurde peinlich auf vollständige Dunkelheit geachtet. Die Töpfe erhielten je Tag 10 cm³ verdünnte KNOPsche Nährlösung (0,05%) in der Lichtperiode. Zur Vermeidung weiterer Temperaturschocks wurde die Nährlösung im Konstanzraum aufbewahrt.

Dieser Versuchsanordnung, im folgenden kurz „Grundversuch" genannt, wurden zur Prüfung niederer Temperatur während verschiedener Zeit der Dunkelheit sämtliche Versuchsobjekte ausgesetzt. Die verschiedenen Abwandlungen werden bei der Besprechung der Einzelversuche beschrieben. Die Grundtemperatur von 24° C wurde wegen der optimalen Keimpflanzenentwicklung bei dieser Temperatur gewählt, die kalte Periode bei 9°, weil dadurch ohne Schädigung durch zu tiefe Temperaturen die Entwicklungsvorgänge tiefgreifend beeinflußt werden. Das Temperaturintervall betrug also 15°.

Die optimale Phototemperatur liegt bei Keimlingen höherer Pflanzen in der Regel zwischen 23° und 28°, die entsprechende optimale Nachttemperatur zunächst in gleicher Höhe, fällt aber mit zunehmendem Alter der Pflanzen ab (WENT).

In Vorversuchen wurde das Temperaturintervall bis auf 18° erhöht (hohe Temperatur bei 26°, niedere Temperatur bei 8°), sowie auf 10° erniedrigt („Wärme" bei 24°, „Kälte" bei 14°), ohne daß sich die Ergebnisse wesentlich abwandelten.

3. Auswertung.

Je nach Versuchsart wurden die Versuche nach 7—15 Tagen während der letzten Lichtperiode abgebrochen. Bei längerer Versuchsdauer traten manchmal bei den schnellwüchsigen Arten infolge der kurzen Lichtperiode Schädigungen durch zu starke Vergeilung auf.

Untersucht wurden für die einzelnen Gruppen der Versuchsserien getrennt jeweils:

1. Das Streckungswachstum durch Messung der Hypokotyle in Millimeter.

2. Das Frisch- und Trockengewicht der Hypokotyle, der Keimblätter und in einigen Fällen auch der Primärblätter; sowie beim gleichen Blattmaterial

3. der relative Chlorophyllgehalt der Keimblätter und gegebenenfalls der Primärblätter.

Nach der Bestimmung des Frischgewichtes (ohne Blattstiele) wurden die Blätter zur Zerstörung der Chlorophyllase einige Minuten einer Temperatur von 100° ausgesetzt (vgl. MAYER 1930) und dann im Trockenschrank bei 40° auf Gewichtskonstanz getrocknet. Nach MACKINNEY (1938) ist dabei weder ein Verlust noch eine merkliche Zersetzung der Chlorophyllmengen zu befürchten (vgl. auch SIMONIS 1939). Zur Bestimmung des Trockengewichtes diente eine Torsionswaage (1 Skalenteil = 0,5 mg).

Die Trockensubstanz wurde mit feinem Seesand (Merck) pulverisiert, im Verhältnis 10:4 mit 90%igem Äthanol (nach WILLSTÄTTER und STOLL 1913) extrahiert (für 100 mg Trockensubstanz 40 cm³ Extraktionsmittel, bei geringerer Substanzmenge entsprechend weniger), und auf der Porzellanfilternutsche ausgewaschen und abgesaugt. Für die klaren Farbstofflösungen wurde nun nach Volumenkontrolle die Durchlässigkeit bzw. die Extinktion E[1] bei 610 mμ mit einem Zeiß-Pulfrich-Photometer (Rotfilter 12) und später mit einem Engel-Kolorimeter der Firma Kipp (Delft-Holland) bestimmt. Schichtdicke, wenn nicht anders vermerkt, 1,0 cm; Vergleichslösung 90% Äthanol.

Durch diese Methode wurde infolge der sehr minimalen Absorption des Karotins und des Xanthophylls bei dieser Wellenlänge im wesentlichen das Chlorophyll erfaßt. Für den relativen Vergleich der Chlorophyllwerte innerhalb einer Versuchsserie war sie genügend. — In den Kurven sind die Extinktionswerte aufgetragen.

Zur Wahl der Bezugsgröße. Für die Erfassung des Chlorophyllgehaltes erwies sich in Vorversuchen das Trockengewicht der Blätter als die geeigneteste Bezugsgröße, vor allem, weil dadurch von demselben Versuchsmaterial Gewichts- *und* Farbstoffbestimmungen durchgeführt werden konnten. Außerdem waren die

[1] Extinktion $E = -\log D$, wobei D = Durchlässigkeit der Lösung.

Trockengewichtswerte auch bei geringerer Pflanzenzahl je Gruppe in Parallelversuchen, auf 100 Pflanzen berechnet, sehr übereinstimmend.

Das Frischgewicht zeigte demgegenüber eine zu große Variabilität; ebenso die Blattfläche der Kotyledonen, die bei den verschiedenen Versuchsgruppen einer Serie meist keine faßbaren Unterschiede aufwies.

Bei der Verwendung gleicher Pflanzenzahl je Gruppe für die Extraktionen ergaben sich bei übereinstimmendem Kurvenverlauf nur geringe Abweichungen gegenüber den auf die Trockensubstanz bezogenen Werten. Die dafür erforderliche hohe Pflanzenzahl je Versuchsgruppe (möglichst über 100!) konnte aus räumlichen Gründen nicht immer aufgezogen werden.

Bei *Brassica nigra* wurde auch der Stickstoffgehalt der Hypokotyle und der Kotyledonen sowie das Komponentenverhältnis der Chlorophylle a : b nach vorheriger Bestimmung der absoluten Chlorophyllmenge der Keimblätter (bezogen auf gleiche Pflanzenzahl) ermittelt. Die Methodik wird bei der Darstellung der Versuche erläutert.

III. Versuche und Ergebnisse.

A. Das Streckungswachstum.

1. Grundversuch.

Bereits die ersten Versuchsserien mit der Langtagpflanze *Brassica nigra* und der Kurztagpflanze *Cannabis sativa* zeigten unter Grundversuchsbedingungen (vgl. Abb. 1) erhebliche Unterschiede in der Hypo-

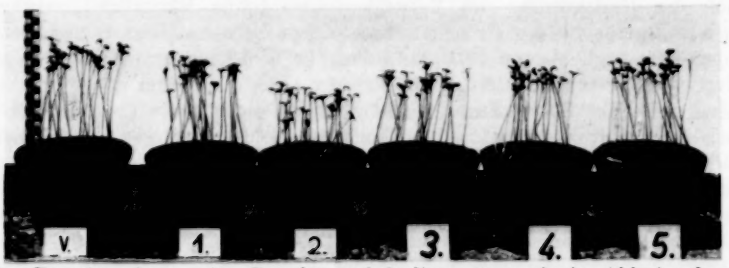


Abb. 2. *Brassica nigra* unter Grundversuchsbedingungen, wie in Abb. 1 schematisch dargestellt: Nach der täglichen 4stündigen Lichtperiode erhielten die Versuchsgruppen 1—5 zu verschiedenen Zeiten der täglichen Dunkelphase 4stündige Perioden niederer Temperatur, und zwar Gruppe 1 4—8 Std (unmittelbar an die Lichtperiode anschließend), Gruppe 2 8—12 Std, Gruppe 3 12—16 Std, Gruppe 4 16—20 Std und Gruppe 5 20—24 Std (unmittelbar vor der Lichtperiode) nach Lichtbeginn. Kontrolle (V) ohne nächtliche Kälteperiode. Absolutwerte s. Tabelle 1. (Versuchsdauer 7 Tage; von jeder Versuchsgruppe wurde willkürlich ein Topf ausgewählt.)

Tabelle 1. *Hypokotyllängen zu Abb. 2 (Mittelwerte von je 50 Pflanzen).*

	Versuchsgruppe					
	V	1	2	3	4	5
Hypokotyllänge in mm .	72,9	59,4	48,2	57,6	63,8	64,0
Mittlerer Fehler[1]	± 1,04	± 0,94	± 1,06	± 1,07	± 1,04	± 1,02

[1] Mittlerer Fehler von Mittelwerten: $m = \sqrt{\frac{\sum f^2}{n\,(n-1)}}$, wobei f = Differenz zwischen Einzel- und Mittelwert und n = Anzahl der Einzelwerte.

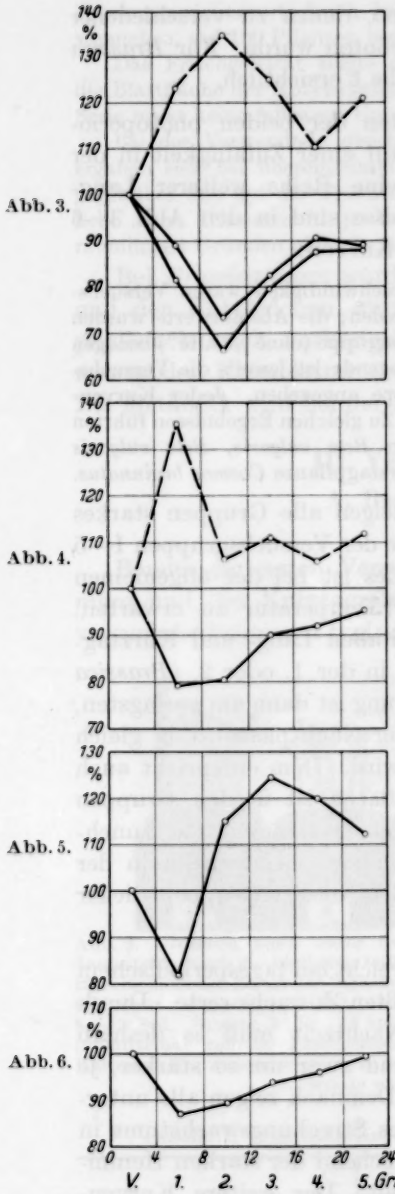
kotyllänge zwischen den einzelnen Gruppen, denen zu verschiedener Zeit der Dunkelperiode tiefe Temperatur geboten wurde. Für *Brassica nigra* wird das aus der Abb. 2 und der Tabelle 1 ersichtlich.

Der vermutete Unterschied im Verhalten der beiden photoperiodischen Typen blieb jedoch aus. Da dies auf einer Zufälligkeit in der Materialauswahl beruhen konnte, wurde eine Reihe weiterer Lang- und Kurztagpflanzen geprüft. Die Ergebnisse sind in den Abb. 3—6 bzw. 7—11 zusammengestellt (ausgezogene Kurven).

Bedingt durch die verschiedene Wachstumsgeschwindigkeit waren Versuchsdauer und Größe bei den einzelnen Arten verschieden; die Absolutwerte wurden deshalb für die Kurven auf den Wert der Vergleichsgruppe (ohne „Kälte") bezogen und in Prozenten von ihr aufgetragen. In der Legende ist jeweils die Versuchsdauer sowie der Absolutwert der Vergleichsgruppe angegeben. Jeder Kurvenpunkt entspricht dem Mittelwert von 50 Pflanzen. Zu gleichen Ergebnissen führten weitere Versuchsserien mit den Langtagpflanzen *Beta vulgaris*, *Beta vulgaris saccharifera* und *Lactuca sativa*, sowie mit der Kurztagpflanze *Cosmos bipinnatus*.

Durch die nur 4stündige Lichtperiode zeigen alle Gruppen starkes Streckungswachstum (Vergeilung); die Werte der Versuchsgruppen 1—5 liegen meist unter den Vergleichswerten, dies ist bei der allgemeinen etiolementverhindernden Wirkung niederer Temperatur zu erwarten. Aus den Kurven ist zu entnehmen, daß bei allen Lang- und Kurztagpflanzen das Minimum der Hypokotyllänge in der 1. oder 2. (*Brassica* und *Cannabis*) Gruppe liegt, d. h. die Vergeilung ist dann am geringsten, wenn die niedrige Temperatur zu Beginn der Nachtphase (d. h. gleich anschließend an die Lichtperiode) geboten wird. Dem entspricht auch das Verhalten der Kotyledonen: die Blattfläche ist in den Gruppen stärkster Etiolementverhinderung am größten und nimmt mit zunehmender Vergeilung ab; die Epinastie tritt entsprechend zuerst in der 1. bzw. 2. Gruppe ein, die Hypokotyle sind in diesen Gruppen dicker und kräftiger.

Das Streckungswachstum der Pflanzen erreicht bei tagesperiodischem Verlauf während der Dunkelphase seine größten Zuwachswerte. Durch tiefe Temperaturgaben zu verschiedener Nachtzeit muß es deshalb möglich sein, das Wachstum zu hemmen, und zwar um so stärker, je größer die Wachstumsintensität gerade ist. Demnach zeigen alle untersuchten Arten gleichmäßig ein Maximum des Streckungswachstums in den ersten Stunden der Nachtperiode, entsprechend der starken Hemmwirkung niederer Temperatur zu dieser Zeit. Der weitere Kurvenverlauf, bei den einzelnen Arten etwas verschieden, ergibt sich aus dem weiteren Verlauf der nächtlichen Zuwachsrhythmik: Bei *Salvia splendens* (Abb. 9) und *Cosmos sulfureus* (Abb. 11) ist die Rhythmik nur schwach ausgeprägt; bei den meisten anderen Arten nimmt der Zuwachs gegen das Ende der Nachtperiode ab, die Etiolementverhinderung durch niedere Temperatur ist deshalb zu dieser Zeit gering (Abb. 3, 4, 6, 7, 8).



Bei *Plantago* (Abb. 5) und *Oryza* (Abb. 10) dagegen ist das Streckungswachstum während der 3. Gruppe nicht oder kaum gehemmt, während durch Einwirkung niederer Temperatur gegen Ende der Dunkelperiode eine Vergeilung weitgehend verhindert wird (im Vergleich zur Kontrolle). Dem würde ein Maximum der Zuwachsrhythmik zu Beginn der Dunkelheit, ein Minimum während der Nachtmitte und ein weiteres Maximum in den frühen Morgenstunden entsprechen.

Bereits SACHS fand für den Stengel von *Dahlia variabilis* mit einem selbstregistrierenden Apparat im 12:12 Licht-Dunkel-Wechsel ein Teilmaximum des Zuwachses etwa 2 Std nach Beginn der Dunkelperiode, ein weiteres Maximum in den frühen Morgenstunden; allerdings bei nur mäßiger Temperaturkonstanz (1872). Bei vollständiger Konstanz der Außenbedingungen stellte aber auch BARANETZKY (1879, zit. nach PFEFFER) bei einigen Pflanzen geringere, bei anderen aber ansehnlichere „sekundäre Oscillationen" gleicher Art in der nächtlichen Zuwachsbewegung fest, die zum Teil als autonom bezeichnet werden müssen, um so mehr, als nach BARANETZKY an den in Dauerdunkelheit gebrachten Pflanzen eine Nachwirkung der täglichen Periodizität der Zuwachsbewegung zu beobachten war, die sich bei *Helianthus tuberosus*

Abb. 3. *Brassica nigra*. Versuchsdauer 7 Tage. Grundversuch: Aufgetragen sind 2 von 4 Parallelversuchen: V = 72,9 mm (Nr. 15) bzw. 74,4 mm (Nr. 16). — Abgewandelter Versuch: V = 32,5 mm.

Abb. 4. *Lepidium sativum*. Versuchsdauer 7 Tage. Grundversuch: V = 60,8 mm. — Abgewandelter Versuch: V = 40,1 mm.

Abb. 5. *Plantago lanceolata*. Versuchsdauer 9 Tage. V = 12,7 mm.

Abb. 6. *Triticum vulgare*. Versuchsdauer 8 Tage. V = 19,5 cm Gesamtlänge.

Abb. 3—6. Streckungswachstum bei Langtagpflanzen unter den in Abb. 1 bzw. im Text angegebenen Versuchsbedingungen. Mittelwerte von 50—55 Pflanzen je Versuchsgruppe. Abszisse: Versuchsgruppennummer und Zeit ihrer Perioden niederer bzw. höherer Temperatur in Stunden nach Lichtbeginn. Ordinate: Hypokotyllänge in Prozent des Wertes der Kontrollgruppe (V, ohne Kälteperiode). Der Absolutwert ist jeweils angegeben. —— Hypokotyllängen im Grundversuch (Kälteperioden in warmer Dunkelphase; vgl. Abb. 1). — — — Hypokotyllängen im abgewandelten Versuch (Wärmeperioden in kalter Dunkelphase).

noch nach 14 Tagen bemerkbar machte. Auch bei Tomaten erfolgt nach WENT (1944a) das tägliche Längenwachstum zu 70—90% während der Dunkelheit mit einem deutlichen Zuwachsmaximum etwa während der Nachtmitte. Dabei ist das Licht eine notwendige Voraussetzung für den Wachstumsablauf im Dunkeln, da der Zuwachs im Dauerdunkel nach 1 bis 2 weiteren Perioden kontinuierlich wird. Weder die Lichtintensität noch die *Tageslänge* scheinen einen größeren Effekt auf den Wachstumsverlauf während der Dunkelperiode zu haben.

Aus diesen der Literatur entnommenen Versuchen sowie aus den oben besprochenen eigenen Ergebnissen ist demnach zu schließen, daß für die Regulierung der Periodizität in erster Linie der Beginn der Dunkelperiode maßgebend ist.

Um dies weiter zu prüfen, wurden *Perilla oc.* (Abb. 7, strichpunktierte Kurve) und *Brassica nigra* (Abb. 12, punktierte Kurve) bei sonst übereinstimmenden Versuchsbedingungen einem nur 2stündigen, *Brassica* und *Lactuca sativa* auch einem 8 Std-Tag ausgesetzt. In allen Fällen liegt das Minimum der Vergeilung abermals in der 1., bei *Brassica* in der 2. Versuchsgruppe, also wie erwartet, am Beginn der Dunkelperiode.

Tritt durch den Einfluß niederer Temperatur zu bestimmter Zeit eine Wachstumshemmung auf, so muß, da das Wachstum einer Temperaturoptimumkurve folgt, durch Temperaturerhöhung

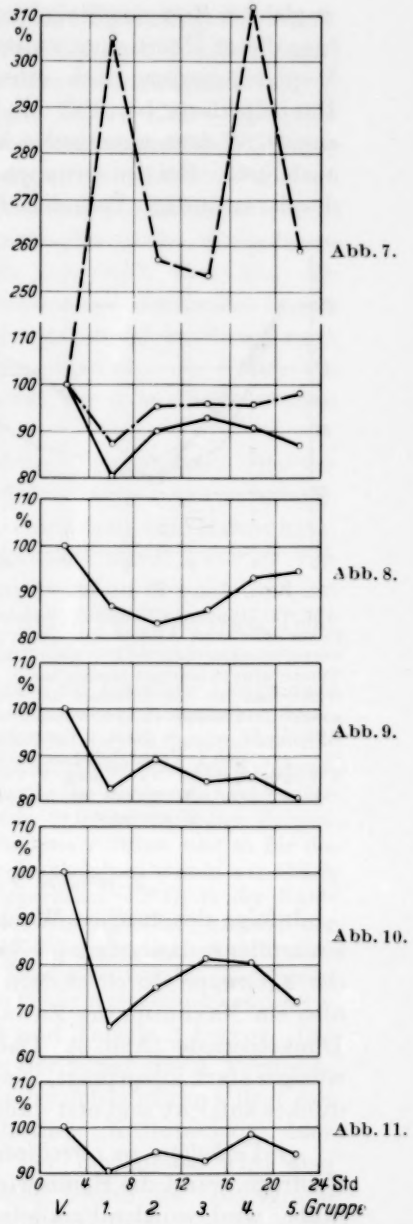


Abb. 7.

Abb. 8.

Abb. 9.

Abb. 10.

Abb. 11.

Abb. 7. *Perilla ocymoides.* Grundversuch: V = 48,6 mm; Versuchsdauer 12 Tage. — Strichpunktierte Kurve: Grundversuch mit nur 2stündiger Lichtperiode, Versuchsdauer 13 Tage, V = 58,5 mm. — Abgewandelter Versuch mit 2stündiger Lichtperiode, Versuchsdauer 13 Tage, V = 6,7 mm.

Abb. 8. *Cannabis sativa.* Versuchsdauer 7 Tage. V = 81,5 mm.

Abb. 9. *Salvia splendens.* Versuchsdauer 19 Tage. V = 31,5 mm.

Abb. 10. *Oryza sativa.* Versuchsdauer 14 Tage. V = 22,0 cm Gesamtlänge.

Abb. 11. *Cosmos sulfureus.* Versuchsdauer 7 Tage. V = 84,3 mm.

Abb. 7—11. Wie Abb. 3—6, aber für Kurztagpflanzen. Mittelwerte von 40—50 Pflanzen je Versuchsgruppe.

zu gleicher Zeit eine Steigerung des Wachstums erreicht werden. Zur Prüfung dieser Überlegung wurde die Versuchsanordnung so gewählt, daß der Vergleichsgruppe nach einer 4stündigen Lichtperiode bei 24° C die Dunkelperiode bei 9° C im Kühlschrank gegeben wurde und sie entsprechend fast unvergeilte kräftige Pflanzen mit großen Kotyledonen ausbildete. Bei den Gruppen 1—5 wurde diese niedere Nachttemperatur durch 4stündige Perioden hoher Temperatur (24°) zu verschiedener Nachtzeit unterbrochen, die Bedingungen waren also genau umgekehrt wie beim Grundversuch. Für *Brassica, Lepidium* und *Perilla* sind die Ergebnisse in den Kurvenbildern 3, 4 und 7 (gestrichelte Kurven) eingetragen: Die Kurven der Versuche mit 4stündigen Perioden hoher Temperatur in einer kühlen Dunkelphase verlaufen genau umgekehrt wie die Kurven aus den Grundversuchen, sie geben damit zugleich relativ die Periodizität des nächtlichen Zuwachses wieder. (Die starken Schwankungen bei *Perilla*, Abb. 7, beruhen auf der prozentualen Umrechnung auf die hier nicht vergeilten Kontrollpflanzen.)

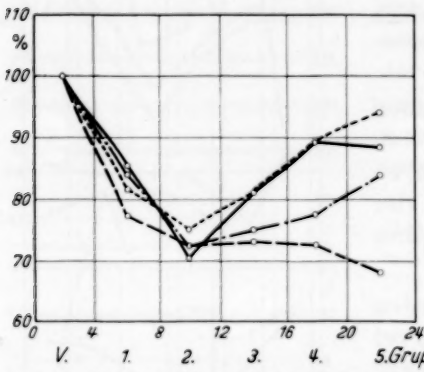


Abb. 12. Hypokotyllänge bei *Brassica nigra* in verschiedenen Altersstufen unter Grundversuchsbedingungen (Perioden niederer Temperatur in warmer Nachtphase). Mittelwerte von 55—70 Pflanzen je Versuchsgruppe. Abszisse und Ordinate wie bei Abb. 3—6. — — — Nach 2 Versuchstagen; —·—·— nach 4 Versuchstagen; —— nach 7 Versuchstagen; ···· nach 7 Versuchstagen, aber mit täglich nur 2stündiger Lichtperiode.

2. *Weitere Versuche mit Brassica nigra.*

Infolge des raschen Wachstums erwies sich *Brassica nigra* als Versuchspflanze besonders geeignet. Bei ihr wird das Wachstum während der 2. Gruppe durch niedere Temperatur am stärksten gehemmt, zeigt also ein Maximum der Zuwachsintensität etwa 6 Std nach Beginn der Dunkelperiode (Abb. 3). Dabei erhält man die gleichen Effekte, etwas weniger stark ausgeprägt, wenn man die Keimlinge einige Tage im Dauerdunkel aufzieht und erst dann dem Versuchsrhythmus aussetzt.

a) Verhalten in verschiedenen Altersstufen. Zur Beantwortung der Teilfrage, wann die Hemmwirkung tiefer Temperatur nach der Keimung faßbar wird, wurden Parallelversuche (Grundversuch vgl. Abb. 1) bereits nach 2- und 4tägiger Versuchsdauer abgebrochen. Das Ergebnis ist in Abb. 12 niedergelegt, zum Vergleich wurde die Mittelkurve aus Abb. 3 (nach 7tägiger Versuchsdauer) mit eingetragen. Zwei Tage nach dem Pikieren ist zwar ein Zurückbleiben aller Gruppen im Wachstum gegen-

über der Kontrolle festzustellen, aber noch keine Hemmung des Streckungswachstums während einer bestimmten Gruppe. Nach 4 Tagen jedoch zeigt sich bereits deutlich die wachstumshemmende Folge der niederen Temperatur während der 2. Gruppe. Dabei behält die Hypokotyllänge dieser Gruppe prozentual zum Vergleich denselben Wert bei, während sich die Werte der anderen Gruppen beträchtlich dem Vergleichswert nähern. Nach 7tägiger Versuchsdauer (ausgezogene Kurve) haben sich die Unterschiede durch die verschieden starke Wachstumshemmung in den einzelnen Gruppen noch wesentlich verstärkt; die Gruppe 2 behält aber ihre tiefe Lage gegenüber der Kontrolle. Somit wird die Wirkung intermittierender Temperaturgaben auf das Streckungswachstum etwa 3 Tage nach dem Pikieren deutlich. Je früher die „Kältebehandlung" nach der Keimung einsetzt, desto deutlicher werden die Unterschiede.

b) Kopplung der Lichtphasen mit niedriger Temperatur. Bei der starken morphologischen Wirkung der diurnalen Temperaturverteilung, die neuerdings für die Anatomie von Tomatenblättern von Bandurski, Scott, Pflug und F. W. Went (1953) untersucht wurde, war es von Interesse, die Lichtphase mit niedriger Temperatur zu koppeln und die nächtlichen hohen Temperaturen wie üblich durch Perioden tiefer Temperatur zu verschiedener Zeit zu unterbrechen (vgl. Abb. 1).

In Ermangelung eines Lichtkühlschrankes wurde die 4stündige Lichtperiode von 6—10 Uhr früh Ende April 1952 an der Westmauer des Botanischen Institutes im Freien gegeben. Lichtintensität und Temperatur wurden dauernd kontrolliert. Durch entsprechende Beschattung wurde die Lichtintensität des Konstanzraumes einigermaßen erreicht (3700 Lux $\pm$ 500 Lux). Die Temperatur schwankte zwischen 8 und 10,5° C, betrug also im Mittel etwa 9° C (bei zu kalter Morgentemperatur wurde das Fenster eines geheizten Raumes geöffnet und so für die Versuchspflanzen 8° erreicht). Die anschließende Dunkelphase wurde wie üblich im konstanten Dunkelzimmer (24° C), die „Kälteperioden" (9° C) in der Kühltruhe gegeben. Die Kontrollgruppe erhielt keine weitere „Kälte" während der Dunkelheit. Der Versuch wurde im September 1952 bei günstigen Außenbedingungen wiederholt. In beiden Fällen sind die Ergebnisse vollständig übereinstimmend und lassen sich mit dem 3fachen mittleren Fehler gegeneinander absichern.

Das Versuchsergebnis geht aus Abb. 13 und Tabelle 2 hervor: Die stärkste Etiolementverhinderung wurde von der 2. auf die 3. Versuchsgruppe verschoben, ein 2. ausgeprägtes Wachstumsminimum liegt bei der 1. Gruppe. Die 2. Gruppe wird durch ihre „Kälteperiode" hier kaum beeinflußt. Durch die Temperatur der Lichtphase wird also die tägliche Wachstumsrhythmik entscheidend beeinflußt. Blattgröße und Epinastie folgen ebenfalls durchaus der Erwartung, je stärker die Vergeilung, desto später die Epinastie, desto kleiner die Blattfläche. Dabei bleiben aber die Kotyledonen sämtlicher Gruppen sehr klein und hellgrün; der Chlorophyllaufbau ist während der kalten Lichtphase gehemmt.

Wie wichtig dabei das Verhältnis der Lage von niederer Temperatur und Licht zueinander ist, erhellt aus einem Vergleich der Versuchsgruppen 1 und 5. Beide erhalten 4 Std „Kälte" mit der Lichtphase; bei Gruppe 1 bedingt die sofort anschließende 2. 4stündige „Kälteperiode" eine starke Längenwachstumshemmung, wahrscheinlich wirkt dabei eine Verhinderung der Assimilatableitung zu Beginn der Dunkelperiode verstärkend. Die Gruppe 5 dagegen mit der 2. „Kälteperiode" unmittelbar vor der kühlen Lichtphase verhält sich so wie die Kontrolle,

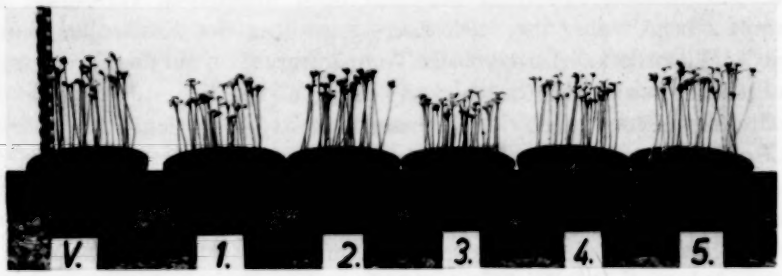


Abb. 13. *Brassica nigra:* Lichtperioden mit tiefer Temperatur (9°) gekoppelt, Kälteperioden während der warmen Dunkelphasen wie beim Grundversuch. Versuchsdauer 7 Tage; Absolutwerte s. Tabelle 2. — Von jeder Versuchsreihe wurde willkürlich ein Topf ausgewählt.

Tabelle 2. *Hypokotyllängen zu Abb. 13 (Mittelwerte von je 55 Pflanzen).*

	Versuchsgruppe					
	V	1	2	3	4	5
Hypokotyllänge in mm .	63,0	46,7	53,0	43,8	52,7	62,6
Mittlerer Fehler	± 0,86	± 0,95	± 0,87	± 0,58	± 0,78	± 0,81

d. h. so, wie wenn die Periode niederer Temperatur während der Dunkelheit fehlen würde.

Aus den bisher erwähnten Versuchen gehen 2 Hauptergebnisse hervor:

1. Niedere Temperaturen beeinflussen zu verschiedenen Zeiten der Dunkelperiode das Streckungswachstum sehr verschiedenartig. Und zwar ist die Etiolementsverhinderung durch „Kälte" um so stärker, je größer zu dieser Zeit die Zuwachsintensität ist. Für die Regulierung der nächtlichen Zuwachsperiodizität ist der Licht-Dunkel-Wechsel entscheidend, durch Änderung der Tagestemperatur sowie durch Verlängerung bzw. Verkürzung der Lichtperiode wird die Rhythmik modifiziert.

2. Dies sowie das übereinstimmende Ergebnis bei Lang- und Kurztagpflanzen läßt trotz der Angaben BARANETZKYs, der im Dauerdunkel eine Nachwirkung bis zu 14 Tagen für die Zuwachsperiodizität feststellte, einen maßgeblichen Einfluß der endogenen Tagesrhythmik auf das Streckungswachstum nicht vermuten.

B. Die Substanzproduktion.

Zur weiteren Prüfung der Wirkung intermittierender Temperatur zu verschiedener Zeit der Dunkelperiode wurde der Substanzgehalt bei Hypokotylen und Blättern bestimmt. Als Maß dienten die Frisch- und Trockengewichte, bei *Brassica nigra* auch der Stickstoffgehalt.

1. Trocken- und Frischgewicht.

a) Als Beispiel sei zunächst das Ergebnis bei *Brassica nigra* geschildert:

Hypokotyle. Bei den Hypokotylen folgen in allen Versuchen und bei sämtlichen Objekten die Kurven der Frisch- und Trockengewichtsbestimmungen denen der Längenmessungen, das Streckungswachstum geht also mit dem Substanzgehalt parallel. Dabei sind die Unterschiede zwischen den einzelnen Gruppen bei den Frischgewichten noch etwas ausgeprägter. Die Verhältnisse für eine Grundversuchsreihe (vgl. Abb. 1) von *Brassica nigra* sind in der Abb. 14 aufgezeichnet. Die Werte wurden wieder, wie auch bei den folgenden Kurvenbildern, zu Vergleichszwecken prozentual auf die Kontrollgruppe (V) umgerechnet.

Kotyledonen. Bei ihnen verlaufen die Gewichtskurven wesentlich anders (für *Brassica* Abb. 15; die übereinstimmenden Ergebnisse mehrerer Parallelversuche wurden zusammengezogen; ohne Blattstiele): Grundversuchsbedingungen bewirken bei dieser Langtagpflanze ein sehr deutliches Minimum des Substanzgehaltes in der 4. Gruppe, die Werte unterscheiden sich nicht von denen der Kontrolle. Ein kleineres, aber gesichertes Minimum liegt bei der 2. Gruppe, während die Kotyledonen der 1. und auch der 3. Versuchsgruppe ebenso wie die der 5. den Vergleichswert weit übertreffen.

Auch bei den Keimblättern aller Arten stimmen die Frisch- und Trockengewichtskurven überein, weder bei den Hypokotylen noch bei den Kotyledonen ist demnach ein wesentlicher Unterschied im Wassergehalt zwischen den Versuchsgruppen festzustellen. Blattfläche und Gewicht stehen in keiner sichtbaren Beziehung zueinander.

Keimlinge: Faßt man die Werte für die Gesamtpflanzen (ohne Wurzel) zusammen, so ergeben sich die Kurven der Abb. 16. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Gruppen sind weitgehend ausgeglichen, doch schlägt im Kurvenverlauf noch der starke Gewichtsanteil der Hypokotyle durch (Hypokotyle : Kotyledonen wie etwa 2:1).

b) Blattsubstanz bei Lang- und Kurztagpflanzen. Die Ergebnisse der Trockengewichtsbestimmung bei den Keimblättern der übrigen nach der Grundversuchsanordnung (vgl. Abb. 1) aufgezogenen Arten sind für die Langtagpflanzen in den Abb. 17—20, für die Kurztagpflanzen in den Abb. 21—25 zusammengefaßt (ausgezogene Kurven). In der

Legende ist jeweils der Wert der Kontrolle (= 100%) sowie die Versuchsdauer angegeben. Auf die Frischgewichtswerte ist wegen ihrer gleichsinnigen Lage verzichtet.

Abb. 14.

Abb. 15.

Abb. 16.

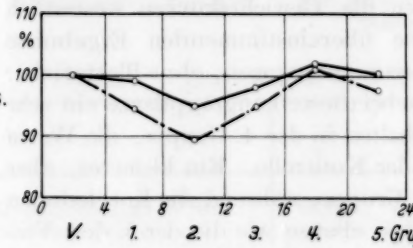


Abb. 14. Hypokotyle (Pflanzenzahl je Versuchsgruppe 165).

Abb. 15. Kotyledonen (je Versuchsgruppe 315 Pflanzen aus 4 Parallelversuchen). — — — — Trockensubstanz bei der Einwirkung von Wärmeperioden zu verschiedener Zeit einer kalten Dunkelphase (je Versuchsgruppe 70 Pflanzen).

Abb. 16. Keimlinge, ohne Wurzel (je Versuchsgruppe 330 Pflanzen aus 3 Parallelversuchen).

Abb. 14—16. Frisch- und Trockengewichte bei *Brassica nigra* nach 7tägiger Grundversuchsdauer (Perioden niederer Temperatur in warmer Dunkelphase), bezogen auf 100 Pflanzen. Abszisse: Nr. der Versuchsgruppen und Zeit ihrer Kälteperioden in Stunden nach Lichtbeginn. Ordinate: Substanz in Prozent des Wertes der Kontrolle (V). —·—·— Frischgewicht; ——Trockengewicht.

Langtagpflanzen. Trotz der Abweichungen im einzelnen verhalten sich *Lepidium sat.*, *Plantago lanc.* und *Beta vulg.* übereinstimmend wie *Brassica nigra* (ebenso die nicht eingezeichnete *Beta vulg. sacch.*): Sämtliche Langtagpflanzen besitzen ein ausgeprägtes Minimum des Substanzgehaltes in der 4. Versuchsgruppe, d. h. dann, wenn die tiefe Temperatur 16—20 Std nach Beginn der 4stündigen Lichtperiode einwirkt. Bei *Lactuca sat.* tritt dieses Minimum bereits während der 3. Gruppe auf (niedere Temperatur 12—16 Std nach Lichtbeginn).

Kurztagpflanzen. Auch die untersuchten Kurztagpflanzen — aufgezeichnet für *Perilla oc.*, *Cannabis sat.*, *Salvia splend.*, *Cosmos sulf.* und *Xanthium strum.* — verhalten sich untereinander übereinstimmend, hier ist während der 4. Gruppe ein ausgeprägtes Trockengewichtsmaximum festzustellen. Nicht in allen Fällen deutlich ist, wie auch bei den Langtagpflanzen, ein meist kleineres weiteres Maximum während der 1. Gruppe zu beobachten, d. h. bei Einwirkung niederer Temperatur sofort nach der Lichtperiode.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß sich die Trockensubstanzkurven unter gleichen Versuchsbedingungen bei Lang- und Kurztagpflanzen grundlegend unterscheiden. Zur weiteren Prüfung dieser Tatsache wurden bei der Langtagpflanze *Lactuca* sowie bei den Kurztagpflanzen *Cannabis*, *Salvia*

und *Xanthium* die Primärblätter in den Versuch einbezogen: Ihre Trockengewichtswerte entsprechen vollständig denen der Keimblätter, die Kurven sind in ihrem Verlauf sogar noch ausgeprägter (strichpunktierte Kurven der Abb. 20, 22, 23 und 25).

Derartige Unterschiede in der Substanzproduktion weisen von selbst auf die endogene Tagesrhythmik der Pflanzen hin. Nach BÜNNING unterscheiden sich die beiden photoperiodischen Typen in der Folge der photophilen und der skotophilen Phase; bei den Langtagpflanzen beginnt die skotophile (oder die indifferente) Phase gleich nach Lichtbeginn und geht erst nach etwa 12 Std in die photophile über, bei den Kurztagpflanzen beginnt umgekehrt die photophile Phase etwa mit Lichtbeginn und wird nach etwa 12 Std von der skotophilen abgelöst (vgl. die Schemata bei BÜNNING 1950, S. 523). Die photophile Phase der endogenen Tagesrhythmik ist charakterisiert durch das Überwiegen synthetischer Prozesse. Die Fermenttätigkeit ist aber weitgehend von der herrschenden Temperatur abhängig. Somit muß, besonders bei den starken Stoffwechselvorgängen in den Blättern von Keimlingen, eine zu verschiedener Tageszeit einwirkende Kälteperiode ganz verschiedene Wirkungen auf die Substanzproduktion zur Folge haben. Unterbricht man die photophile Phase durch tiefe Temperatur, so werden die synthetischen Vorgänge gehemmt, die hydrolytischen während der skotophilen Phase aber nicht beeinflußt; im Trockengewicht muß ein Minimum auftreten. Trifft die „Kälteperiode" in die skotophile Phase, so ist allein schon durch die Hemmung der überwiegend abbauenden Vorgänge ein Maximum des Substanzgehaltes bei den Blättern zu erwarten, das

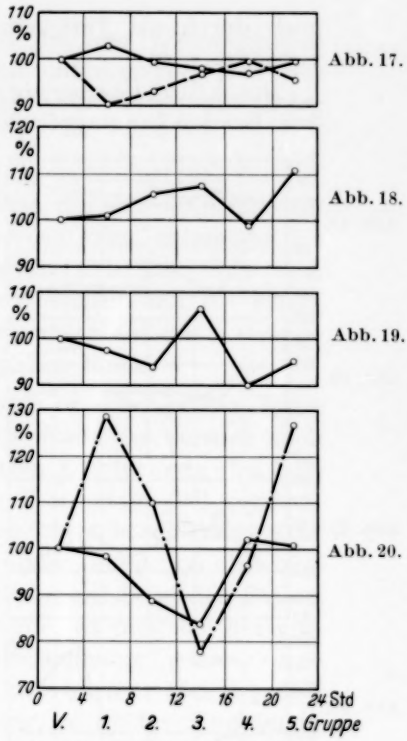


Abb. 17. *Lepidium sativum.* Versuchsdauer 7 Tage. Kotyledonen Grundversuch V = 75,5 mg; Kotyledonen abgewandelter Versuch V = 101,2 mg.

Abb. 18. *Plantago lanceolata.* Versuchsdauer 9 Tage. V = 62,2 mg.

Abb. 19. *Beta vulgaris.* Versuchsdauer 10 Tage. V = 91,0 mg.

Abb. 20. *Lactuca sativa.* Versuchsdauer 13 Tage. Kotyledonen: V = 64,7 mg; Primärblätter: V = 15,4 mg.

Abb. 17—20. Trockensubstanz der Blätter bei Langtagpflanzen je 100 Keimlinge, angegeben in Prozent des Wertes der Vergleichsgruppe (V). Pflanzenzahl je Versuchsgruppe 50—55. Abszisse wie bei Abb. 14—16. —— Kotyledonen; —·—·— Primärblätter nach Grundversuchsanordnung (Kälteperioden in warmer Dunkelphase). — — — Kotyledonen nach umgekehrter Versuchsanordnung (Wärmeperioden in kalter Dunkelphase).

noch durch die Tätigkeit der nicht behinderten photophilen Phase verstärkt wird.

Durch diese Überlegung wird der Kurvenverlauf weitgehend verständlich: Bei den Langtagpflanzen fallen die „Kälteperioden" der 1. Gruppen in die skotophile Phase der endogenen Tagesrhythmik, die Trockengewichte zeigen infolge der Hemmung der Hydrolysen Maxima (besonders bei *Brassica*, Abb. 15, *Lepidium*, Abb. 17 und *Lactuca*, Abb. 20). Die tiefe Temperatur während der 4. Gruppe trifft vollständig in die photophile Phase, die Hemmung der Synthesen ist am größten, die Substanzproduktion folglich am geringsten. Die abermalige Zunahme des Trockengewichtes während der 5. Gruppe entspricht dem Abklingen der photophilen Phase bzw. der Hemmung der nun wieder überhandnehmenden hydrolytischen Prozesse.

Bei den Kurztagpflanzen ist das Bild gerade umgekehrt: Der mit Lichtbeginn einsetzenden photophilen Phase entspricht nach „Kältehemmung" der Synthesen ein Minimum, zu dem wohl die niederen Werte meist der 2. Gruppe gehören. Das Maximum des Trockengewichtes wird, wie erwartet, in der 4. Versuchsperiode erreicht, da hier, etwa 18 Std nach Lichtbeginn, die „Kälte" vollständig mit der skotophilen Phase

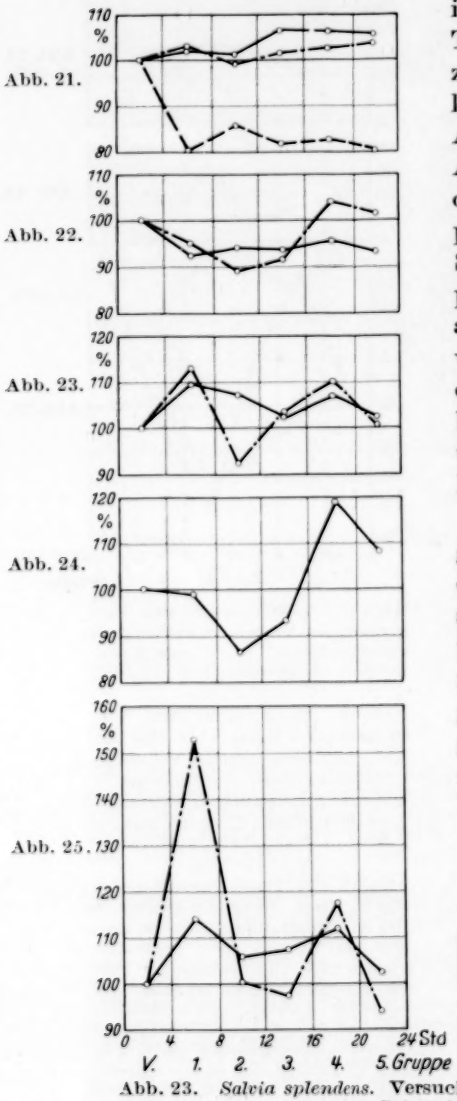


Abb. 21. *Perilla ocymoides*. Versuchsdauer 13 Tage. Kotyledonen: V = 128,5 mg (——). — · — · — Kotyledonen nach Grundversuch mit nur 2stündiger Lichtperiode; V = 96,0 mg. Kotyledonen abgewandelter Versuch mit 2stündiger Lichtperiode: V = 173,2 mg (— — —).

Abb. 22. *Cannabis sativa*. Versuchsdauer 7 Tage. Kotyledonen: V = 342,0 mg. Primärblätter: V = 150,0 mg.

Abb. 23. *Salvia splendens*. Versuchsdauer 19 Tage. Kotyledonen: V = 146,2 mg. Primärblätter: V = 38,3 mg.

Abb. 24. *Cosmos sulfureus*. Versuchsdauer 7 Tage. V = 260,0 mg.

Abb. 25. *Xanthium strumarium*. Versuchsdauer 15 Tage. Kotyledonen: V = 1504 mg. Primärblätter: V = 218,0 mg.

Abb. 21—25. Wie Abb. 17—20, aber für Kurztagpflanzen. Pflanzenzahl je Versuchsgruppe 40—50

zusammenfällt; der Substanzverlust durch die hier überwiegenden abbauenden Vorgänge wird am wirksamsten unterbunden. Das Gewichtsmaximum der 1. Gruppe der Kurztagpflanzen bleibt mit dieser Erklärung zunächst unverständlich.

Einer Vermutung Bünnings (1951), daß die hohe synthetische Aktivität bereits zu Beginn der photophilen Phase, die hohe hydrolytische zu Beginn der skotophilen Phase erreicht werden kann, entspricht das Verhalten der Langtagpflanzen *Lactuca sativa* (Abb. 20). Hier wird das Minimum des Substanzgehaltes bei Kotyledonen und bei Folgeblättern nach Hemmung durch niedere Temperatur auf die 3. Gruppe vorverlegt, also auf den Beginn der photophilen Phase.

c) Versuche mit Perioden hoher Temperatur zu verschiedenen Zeiten kalter Dunkelperioden. Zur weiteren Prüfung wurde der Versuch auch hier so abgewandelt, daß nach der 4stündigen Lichtperiode (bei 24°) während der ganzen Dunkelperiode niedere Temperatur (9°) gegeben, diese aber zu verschiedenen Nachtzeiten durch Cyclen hoher Temperatur (24°) unterbrochen wurde. Aus denselben Gründen, aus denen oben eine unterschiedliche Hemmwirkung tiefer Temperatur auf die beiden Phasen der endogenen Tagesrhythmik abgeleitet wurde, ist nun, bei der umgekehrten Versuchsanordnung, eine der „Kältehemmung" genau gegenläufige Förderung durch höhere Temperatur zu erwarten. Das Ergebnis mehrerer Versuchsreihen folgt der Erwartung, es ist für *Brassica* in die Abb. 15, für *Lepidium* in die Abb. 17 und für *Perilla* in die Abb. 21 eingetragen (jeweils gestrichelte Kurven): Der Kurvenverlauf ist genau umgekehrt; hohe Temperaturen während der photophilen Phasen bedeuten erhöhte Syntheseleistung, also erhöhte Substanzproduktion. Hohe Temperaturen während der skotophilen Phasen bewirken verstärkte hydrolytische Prozesse bzw. im ganzen eine geringere Substanzzunahme. Daß die Werte durchweg unter der 100%-Linie liegen, deutet auf den allgemeinen Substanzverlust durch die Atmung während der Abschnitte höherer Temperatur.

Die Wirkung tiefer Temperaturen zu verschiedener Nachtzeit auf die Substanzproduktion der Blätter ist also weitgehend von der Wirkung dieser Temperaturintervalle auf die Phasen der endogenen Tagesrhythmik abhängig. Die Abweichungen im einzelnen erklären sich zum Teil wohl aus dem nicht bei allen Versuchsobjekten obligatorischen Lang- bzw. Kurztagcharakter sowie aus der Unmöglichkeit, für alle Versuche reine Linien zu verwenden.

Die Ergebnisse lassen aber auch auf eine Beteiligung anderer physiologischer Effekte schließen. So dürfte der hohe Trockengewichtswert in fast allen Fällen während der 1. Gruppe bei den Kurztagpflanzen trotz des Zusammentreffens der „Kälteperiode" mit der photo-

philen Phase (es wäre aus den oben erörterten Überlegungen ein Trockengewichtsminimum zu erwarten) mit auf einer kältebedingten Hemmung der Assimilatableitung bzw. auch auf einer Atmungshemmung sofort nach der Lichtperiode beruhen. Dafür spricht, wie auch für den ähnlichen Effekt bei Langtagpflanzen, daß bei den meisten Objekten in dieser Gruppe auch das Streckungswachstum und damit der Substanzgehalt der Hypokotyle am geringsten ist.

d) Koppelung der Lichtperiode mit tiefer Temperatur. Untersucht man den Substanzgehalt der Kotyledonen von *Brassica nigra* nach Koppelung der täglichen Lichtphase mit niederer Temperatur und anschließender Unterbrechung der warmen Dunkelphase durch die bei den Versuchsgruppen 1—5 zeitlich verschobenen Perioden niederer Temperatur (Versuchsbeschreibung S. 107), so ergeben sich die in Abb. 26 dargestellten Verhältnisse. Im Gegensatz zu den Grundversuchsreihen (Lichtphase bei hoher Temperatur, Kälteperioden in warmer Dunkelphase) verläuft die Kurve hier genau umgekehrt wie die Kurve der Hypokotyllänge (vgl. Tabelle 2), d. h. starkes Streckungswachstum — starke Substanzzunahme der Hypokotyle — ist mit geringerem Substanzgehalt der Blätter, schwächeres mit höherem Blattsubstanzgehalt verbunden.

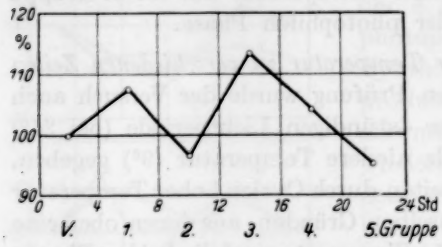


Abb. 26. *Brassica nigra.* Trockengewicht der Kotyledonen nach Koppelung der 4stündigen Lichtperiode mit tiefer Temperatur (9°) und Einwirkung von bei den Versuchsgruppen 1—5 zeitlich verschobenen 4stündigen Abschnitten niederer Temperatur (9°) während der täglichen warmen Dunkelphase (24°), bezogen auf den Wert der Kontrolle (V, ohne nächtliche Kälteperiode). Versuchsdauer 7 Tage. Mittelkurve aus 2 Parallelversuchen. Abszisse und Ordinate wie bei Abb. 14—16.

Es liegt nahe, das Ergebnis hier wie auch bei dem auf S. 121 zu besprechenden Chlorophyllgehalt dieser Versuchsreihen mehr auf eine Wechselbeziehung der beiden bei den einzelnen Versuchsgruppen zeitlich verschieden liegenden „Kälteperioden" zurückzuführen. Der größte Substanzgehalt (bzw. die stärkste Hemmung der Assimilatableitung in die Hypokotyle) resultiert bei der Mittelgruppe 3, bei der die beiden „Kälteperioden" den größten zeitlichen Abstand haben. Daß aber die Lage der Lichtperiode selbst von Bedeutung bleibt, beweist der Vergleich der Gruppen 1 und 5: Obwohl beide 8 Std tiefe Temperatur zusammenhängend erhalten, zeigt die Gruppe 1 (Licht in der 1. Hälfte der Kälteperiode) ein Substanzmaximum (wobei wohl, wie bereits erwähnt, die Behinderung der Assimilatableitung zu Beginn der Dunkelheit eine Rolle spielt), die Gruppe 5 dagegen ein deutliches Minimum des Blattsubstanzgehaltes (Licht in der 2. Hälfte der Kälteperiode).

2. *Stickstoffgehalt bei Brassica nigra.*

Um ein weiteres Maß für die deutlichen stoffwechselphysiologischen Verschiedenheiten der einzelnen Versuchsgruppen zu bekommen, wurde bei *Brassica nigra* der Stickstoffgehalt der Keimblätter und der Hypokotyle, getrennt nach löslichem und gebundenem Stickstoff, bestimmt.

Die Anzucht erfolgte unter Grundversuchsbedingungen (vgl. Abb. 1), die Versuchsdauer betrug wie bei allen *Brassica*-Versuchen 7 Tage. Die Stickstoffbestimmung wurde nach KJELDAHL mit vorheriger Trichlor-Essigsäure-Fällung des Eiweiß-N durchgeführt; als Vorlage wurde $^1/_{50}$ *n* Schwefelsäure (Riedel de Haën) verwendet, zur Zurücktitration gegen einen Methylrot und Methylen-blau-Mischindikator (Umschlag von Dunkelrot zu Grasgrün bei $p_H = 5{,}4$) $^1/_{50}$ *n* Natronlauge derselben Firma (vgl. KLEIN, Handbuch der Pflanzenanalyse).

Je Gruppe kamen 165 Pflanzen zur Bestimmung. Die N-Werte wurden für 100 Pflanzen umgerechnet und lassen sich so mit den ebenfalls für 100 Pflanzen angegebenen Trockengewichtswerten vergleichen. In den Abbildungen ist der N-Gehalt der Kontrollgruppe (Dunkelzeit ohne „Kälteperiode") gleich 100 gesetzt und die N-Werte der übrigen Gruppen darauf prozentual bezogen. Der Wert für V ist jeweils in der Legende angegeben. Der Versuch wurde ohne Trennung von Hypokotylen und Kotyledonen mit gleichsinnigem Ergebnis wiederholt.

Die Resultate sind in die Abb. 27 bis 29 eingetragen.

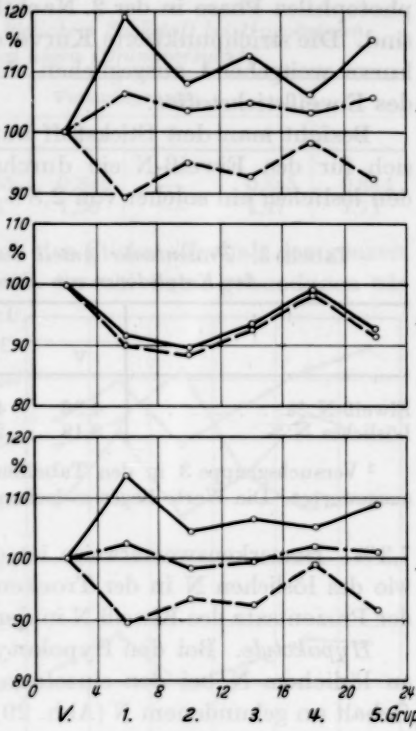


Abb. 27.

Abb. 28.

Abb. 29.

Abb. 27. Kotyledonen. Eiweiß-N: V = 3,19 mg; lösliches N: V = 2,33 mg.
Abb. 28. Hypokotyle. Eiweiß-N: V = 1,06 mg; lösliches N: V = 1,27 mg.
Abb. 29. Sproß. Eiweiß-N: V = 4,25 mg; lösliches N: V = 3,58 mg.

Abb. 27—29. *Brassica nigra*. Stickstoffgehalt je 100 Pflanzen nach 7tägigem Grundversuch (Perioden niederer Temperatur in warmer Dunkelphase). Abszisse: Nummer der Versuchsgruppen und Zeit ihrer Kälteperioden in Stunden nach Beginn der 4stündigen Lichtperiode. Ordinate: N-Gehalt in Prozent des Kontrollwertes (V). —— Eiweiß-Stickstoff; — — Löslicher Stickstoff; — · — Gesamtstickstoff.

Keimblätter. Aus Abb. 27 geht der N-Gehalt der Kotyledonen hervor: Die Kurve des Eiweiß-N entspricht genau der des Trockengewichtes (vgl. Abb. 15); wie erwartet, entsprechen sich Eiweißgehalt und Substanzmenge. Die Kurve des löslichen N aber zeigt genau umgekehrten Verlauf, jedem Maximum des gebundenen N entspricht ein Minimum des löslichen N-Gehaltes und umgekehrt. Auch daraus ist zu ersehen, daß während der 4. Gruppe (photophile Phase!) der Plasma-

aufbau durch die „Kälte" gehemmt ist. Bei den Keimlingen der 1. und auch der 3. Gruppe ist dagegen der Abbau vermindert bzw. die Synthese gefördert, weil eben die synthetischen Prozesse während der photophilen Phase in der 2. Nachthälfte nicht durch „Kälte" gehemmt sind. Die strichpunktierte Kurve des Gesamtstickstoffes ist als Mittelkurve weitgehend ausgeglichen, folgt aber doch dem größeren Anteil des Eiweißstickstoffes.

Bezieht man den Stickstoff auf 100 mg Trockensubstanz, so ergibt sich für den Eiweiß-N ein durchschnittlicher Anteil von 4,45%, für den löslichen ein solcher von 2,8% und beim Gesamt-N ein solcher von

Tabelle 3. *Prozentualer Anteil des Stickstoffes an der Trockensubstanz der Kotyledonen von Brassica nigra (Grundversuch).*

	Versuchsgruppe					
	V	1	2	3[1]	4	5
Eiweiß-N %	4,36	4,57	4,37	—	4,72	4,62
Lösliches N %	3,18	2,49	2,80	—	3,20	2,71

[1] Versuchsgruppe 3 in den Tabellen 4—6 wegen eines Versuchsfehlers nicht ausgewertet. Die Werte liegen zwischen denen der Gruppen 2 und 4.

7,3%. Bemerkenswerterweise ist der prozentuale Anteil des Eiweiß-N wie des löslichen N in der Trockensubstanz der 4. Gruppe am größten, der Prozentsatz des Eiweiß-N in der 2. Gruppe am geringsten (Tabelle 3).

Hypokotyle. Bei den Hypokotylen dagegen verhält sich der Gehalt an löslichem N bei den einzelnen Versuchsgruppen genau so wie der Gehalt an gebundenem N (Abb. 29). Beide Kurven stimmen im Verlauf

Tabelle 4. *Wie Tabelle 3, aber für die Trockensubstanz der Hypokotyle.*

	Versuchsgruppe					
	V	1	2	3	4	5
Eiweiß-N %	1,36	1,32	1,39	—	1,37	1,30
Lösliches N %	1,63	1,55	1,65	—	1,62	1,54

mit der Trockensubstanzkurve bei den Hypokotylen überein und bestätigen so diese Ergebnisse (vgl. Abb. 14). Der mittlere prozentuale Anteil des Eiweiß-N am Trockengewicht beträgt hier 1,35%, der des löslichen 1,6% und der Anteil des Gesamt-N 2,9%. Aus der Tabelle 4 geht hervor, daß der größte Prozentsatz hier bei der 2. Gruppe erreicht wird, daß aber kaum ein Unterschied besteht.

Daraus folgt auch, daß das Verhältnis Eiweiß-N : löslichem N (Eiweißspiegel) bei den Hypokotylen aller Versuchsgruppen konstant ist, während der Eiweißspiegel bei den Kotyledonen beträchtliche Verschieden-

heiten aufweist (Tabelle 5). Die Kotyledonen der 4. Gruppe haben den relativ größten Anteil an löslichem Stickstoff (kleinster Eiweißspiegelwert!).

Tabelle 5. *Verhältnis Eiweißstickstoff : löslichem Stickstoff bei Hypokotylen und Kotyledonen von Brassica nigra (Grundversuch).*

	Versuchsgruppe					
	V	1	2	3	4	5
Hypokotyle	0,835	0,855	0,845	—	0,845	0,844
Kotyledonen	1,37	1,84	1,56	—	1,47	1,71

Keimlinge. Aus der Abb. 29 ist noch der Stickstoffgehalt der ganzen Pflanzen (ohne Wurzel) zu entnehmen. Sowohl beim gebundenen als auch beim löslichen Stickstoff dominieren die Werte der Kotyledonen wegen ihres größeren Stickstoffanteils. Bei der Mittelkurve (strichpunktiert) für den Gesamt-N je 100 Pflanzen, schlägt aber bei allerdings nur sehr geringen Schwankungen der Kurvenverlauf der Hypokotyle durch. Dies zeigt, wie sehr es methodisch bei derartigen stoffwechselphysiologischen Untersuchungen darauf ankommt, die einzelnen Teile des Versuchsobjektes getrennt zu analysieren.

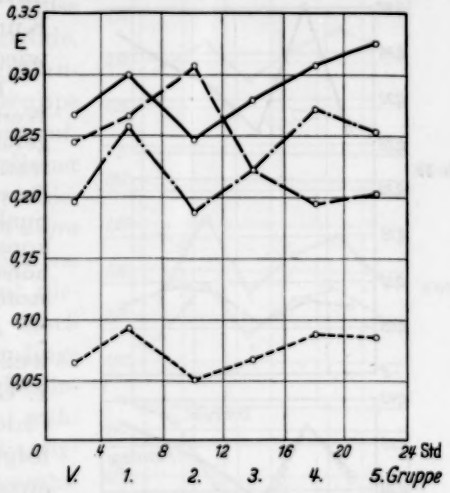


Abb. 30. *Brassica nigra.* Chlorophyllgehalt der Keimblätter in verschiedenen Altersstufen. Abszisse: Versuchsgruppennummer und Zeit der Perioden niederer bzw. höherer Temperatur in Stunden nach Beginn der 4stündigen Lichtperiode. Ordinate: Extinktion (E) alkoholischer Rohchlorophyllextrakte, photometriert bei 610 mμ und einer Schichtdicke von 1,0 cm. .... Grundversuch (Kälteperioden in warmer Nachtphase) nach 2 Versuchstagen; —·— Grundversuch nach 4 Versuchstagen; —— Grundversuch nach 7 Versuchstagen; — — abgewandelter Versuch (Abschnitte höherer Temperatur in kalter Dunkelperiode) nach 7 Versuchstagen.

C. Der Einfluß auf die Chlorophyllbildung.

Bei der Anzucht der Versuchspflanzen traten bereits in den ersten Versuchstagen bei den Kotyledonen und später auch bei den Primärblättern der einzelnen Gruppen ausgeprägte Farbtönungsunterschiede auf, die sich mit zunehmender Versuchsdauer noch verstärkten und weder mit dem Substanzgehalt der Blätter noch mit der Blattgröße in Übereinstimmung zu bringen waren. Auch zwischen Lang- und Kurztagpflanzen ließ sich kein Unterschied feststellen, am bleichsten waren unter Grundversuchsbedingungen durchweg die Keimlinge der 2. Gruppe.

1. Relativer Chlorophyllgehalt.

a) Grundversuch. Da es für die Untersuchung der Wirkung von Perioden niedriger Temperatur auf die Chlorophyllausbildung nicht auf die absoluten Chlorophyllmengen ankam, sondern nur auf einen Vergleich der einzelnen Gruppen einer Versuchsserie untereinander, wurden von alkoholischen Blatt-Rohextrakten (vgl. „Methode") die Extinktionswerte im Photometer bei 610 mμ bestimmt; dadurch wurden praktisch nur die Chlorophylle erfaßt, da Karotin und Xanthophyll bei dieser Wellenlänge nicht absorbieren.

Abb. 31.

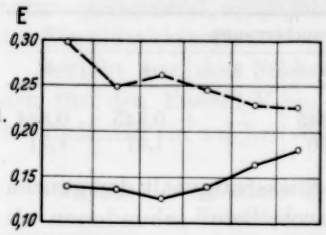


Abb. 32.

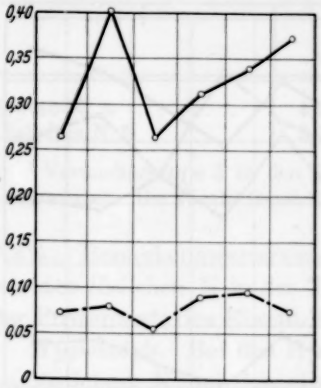
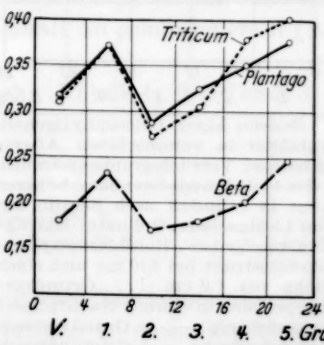


Abb. 33.



Die Grundversuchsanordnung (Abb. 1) führte zu den für *Brassica nigra* in der Abb. 30, für die übrigen Langtagpflanzen in den Abb. 31—33 und für die übrigen Kurztagpflanzen in den Abb. 34—36 wiedergegebenen Verhältnissen.

Die prozentuale Umrechnung auf die Werte der Kontrollen (V) ist hier nicht durchgeführt, da die Extinktion E der Konzentration proportional ist (LAMBERT-BEERsches Gesetz) und deshalb aus der Lage der Kurvenpunkte zueinander Schlüsse auf die Farbstoffkonzentration gezogen werden können. (Je höher die Extinktion, desto höher der Farbstoffgehalt.)

Kotyledonen. Verglichen mit den jeweiligen Kontrollgruppen ist bei der 1. Gruppe ein deutliches Maximum des Chlorophyllgehaltes festzustellen; ihm folgt während der 2. Gruppe ein ganz entschiedenes Minimum, das den Wert des Vergleiches (Dunkelperiode nicht durch Kälte unterbrochen!) wieder erreicht, meist sogar noch unterbietet. Von da ab steigt der Chlorophyllgehalt in den Gruppen 3 und 4 ziemlich kontinuierlich an bis zur

Abb. 31. *Lepidium sativum.* Versuchsdauer 7 Tage. —— Kotyledonen Grundversuch (Kälteperioden in warmer Dunkelphase); — — Kotyledonen im abgewandelten Versuch (Abschnitte höherer Temperatur in kalter Dunkelperiode).

Abb. 32. *Lactuca sativa.* Versuchsdauer 13 Tage. —— Kotyledonen und — · — Primärblätter (Grundversuch).

Abb. 33. —— *Plantago lanceolata,* Kotyledonen (Grundversuch, Versuchsdauer 9 Tage). — — *Beta vulgaris,* Kotyledonen (Grundversuch, Versuchsdauer 10 Tage). ··· *Triticum vulgare,* Gesamtpflanze ohne Wurzeln (Grundversuch, Versuchsdauer 8 Tage).

Abb. 31—33. Extinktion alkoholischer Rohchlorophyllextrakte bei Langtagpflanzen (relativer Chlorophyllgehalt). Abszisse und Ordinate wie bei Abb. 30.

Gruppe. Deren Wert liegt zumeist sogar noch etwas höher als der des Maximums der 1. Gruppe. Bei den Kurztagpfianzen *Perilla* (Abb. 34) und *Cannabis* (Abb. 35) fällt er jedoch wieder deutlich ab.

Primärblätter: Die E-Werte der Primärblätter verhalten sich durchaus so wie die der Keimblätter (Beispiele für Langtagpflanzen *Lactuca*, Abb. 32, für Kurztagpflanzen *Cannabis*, Abb. 35).

Niedere Temperatur im Anschluß an die Lichtperiode (1. Gruppe) bewirkt also genau so wie in den meisten Fällen tiefe Temperatur direkt vor der Lichtperiode (5. Gruppe) bei Keimlingen eine wesentliche Förderung der Chlorophyllbildung. Die „Kälte" wirkt hier in gewisser Weise wie eine Verlängerung der Lichtperiode. Die Abweichungen einiger Kurztagpflanzen, bei denen während der 5. Gruppe „Kälte" eine Hemmung des Pigmentaufbaues bedeutet, sind nicht grundsätzlicher Natur, da sich z. B. auch bei den verschiedenen Parallelversuchen mit *Brassica nigra* die Gruppe 5 als recht variabel erwies. Überraschend ist die Einflußlosigkeit niederer Temperatur, die 4—8 Std nach Beginn der Dunkelheit auf die Keimlinge einwirkte. Die unterschiedliche Beeinflußbarkeit des Chlorophyllgehaltes während der Nachtzeit sowie die Gleichartigkeit der Ergebnisse bei allen Versuchsobjekten lassen abermals auf einen entscheidenden Einfluß des Beginns der Dunkelheit schließen, auf Vorgänge, die mit der Pigmentsynthese in ursächlichem Zusammenhang stehen. Dies wird durch die Tatsache unterstützt, daß auch bei Versuchen mit nur 2stündiger und

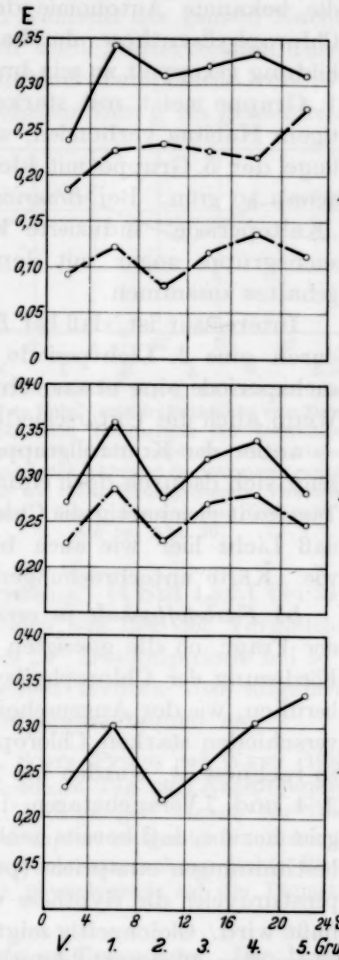


Abb. 34.

Abb. 35.

Abb. 36.

Abb. 34. *Perilla ocymoides*. Kotyledonen. Versuchsdauer 13 Tage. —— Grundversuch (Kälteperioden in warmer Dunkelphase) mit 4stündiger Lichtperiode; — · — Grundversuch mit nur 2stündiger Lichtperiode; — — abgewandelter Versuch (Abschnitte höherer Temperatur in kalter Dunkelperiode) mit 2stündiger Lichtperiode.

Abb. 35. *Cannabis sativa*. Versuchsdauer 7 Tage. Grundversuch. —— Kotyledonen, Schichtdicke = 0,5 cm. — · — Primärblätter, Schichtdicke = 1,0 cm.

Abb. 36. *Cosmos sulfureus*. Kotyledonen. Grundversuch, Versuchsdauer 7 Tage.

Abb. 34—36. Wie Abb. 31—33, aber für Kurztagpflanzen.

solchen mit 8stündiger Lichtperiode bei anschließender Unterbrechung der Nachtperioden durch Kältecyclen das Minimum des Chlorophyllgehaltes stets 4—8 Std nach Beginn der Dunkelheit lag. Bei Versuchen mit noch längerer Lichtperiode werden die Chlorophyllwerte der einzelnen Gruppen so ausgeglichen, daß Unterschiede nicht mehr deutlich sind. Es ist bemerkenswert und zeigt erneut die bekannte Autonomie der Chlorophyllbildung, daß Förderung der Chlorophyllsynthese durchaus nicht mit kräftiger vegetativer Ausbildung gekoppelt zu sein braucht. Zwar ist das Farbstoffmaximum der 1. Gruppe meist mit starker Etiolementverhinderung, also mit kräftigem Habitus verbunden, aber die stark vergeilten schwachen Keimlinge der 5. Gruppe mit kleineren Blättern und später Epinastie sind genau so grün. Bei *Brassica* und *Cannabis* endlich fällt die durch die „Kälteperiode" induzierte kräftige vegetative Ausbildung der 2. Versuchsgruppe sogar mit dem eindeutigen Minimum des Chlorophyllgehaltes zusammen.

Interessant ist, daß bei *Brassica nigra* der Ersatz der „Kältecyclen" durch eine 2. Lichtperiode (bei 24°) ebenfalls während der 2. Versuchsperiode eine etwas schwächere Chlorophyllausbildung verursacht. Wenn auch die Unterschiede zwischen den Gruppen nicht groß waren — außer der Kontrollgruppe erhielten alle 8 Std Licht täglich! —, so zeigt sich dadurch doch einmal, daß Belichtung durchaus nicht zu jeder Tageszeit gleichartig die Chlorophyllsynthese fördert, und zum anderen, daß Licht hier wie auch beim Streckungswachstum qualitativ wirkt wie „Kälte"unterbrechungen.

b) Farbstoffgehalt in verschiedenen Altersstufen. Zur Beantwortung der Frage, ob die gezeigten Abweichungen auf einer unterschiedlichen Förderung der Chlorophyllsynthese in den einzelnen Versuchsgruppen beruhen, wie der Augenschein lehrte, oder ob sekundär etwa mit einem verschieden starken Chlorophyll*abbau* in den (alternden) Kotyledonen zu rechnen ist, wurden bei *Brassica nigra* Extraktbestimmungen nach 2, 4 und 7 Versuchstagen durchgeführt. Aus dem Ergebnis (Abb. 30) geht hervor, daß bereits nach 2 Tagen der Kurvenverlauf dem der Endbestimmungen entspricht (punktierte Kurve), daß also durch die Temperaturcyclen die Synthese von der Keimung an unterschiedlich beeinflußt wird. Gleichzeitig zeigt dieses Ergebnis, daß Förderung und Hemmung der Pigmentbildung durch „Kälte" (immer im Vergleich zur Kontrolle) früher augenscheinlich werden als die Beeinflussung des Streckungswachstums (vgl. Abb. 12) oder der Substanzproduktion. Nach 4 (strichpunktierte Kurve) bzw. nach 7 Versuchstagen (ausgezogene Kurve) haben sich die Unterschiede lediglich noch verstärkt, Aus der Lage der Kurven zueinander ist außerdem noch zu ersehen, daß die Chlorophyllsynthese in den Keimblättern bei allen Gruppen

zwischen dem 2. und dem 4. Tag nach dem Pikieren (3—5 Tage nach der Keimung) am intensivsten ist.

c) Wirkung von Perioden hoher Temperatur zu verschiedenen Zeiten kalter Dunkelphasen. Nach den Erfahrungen bei der Beeinflussung des Streckungswachstums und der Substanzproduktion durch niedere bzw. hohe Temperaturcyclen lag es nahe, den Chlorophyllgehalt auch bei den Versuchsreihen zu untersuchen, denen während der ganzen Nachtperiode niedere Temperatur von 9° gegeben wurde, unterbrochen durch zeitlich verschobene 4stündige Perioden höherer Temperatur von 24°. Auch hier bewirkt die umgekehrte Versuchsanordnung ein genau reziprokes Ergebnis, an die Stelle der starken Hemmung während der 2. Gruppe tritt nun eine eindeutige Förderung der Chlorophyllsynthese durch hohe Temperatur zu dieser Zeit usw. Für *Brassica*, *Lepidium* und *Perilla* ist das aus den gestrichelten Kurven der Abb. 30, 31 und 34 zu ersehen.

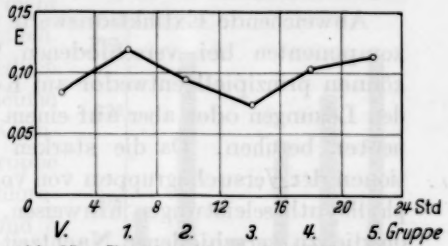


Abb. 37. *Brassica nigra.* Extinktion alkoholischer Rohchlorophyllextrakte von Kotyledonen nach Koppelung der 4stündigen Lichtperioden mit niederer Temperatur, Kälteperioden während der warmen Dunkelphasen wie beim Grundversuch. Versuchsdauer 7 Tage. Abszisse und Ordinate wie bei Abb. 30.

Im ganzen liegen die Chlorophyllkonzentrationen dieser Versuchsreihen wesentlich über denen der Grundversuchsreihen. So ist z. B. bei *Lepidium* der Pigmentgehalt der Kontrollgruppe des „Kälteversuches" (4 Std Licht bei 24°, Dunkelperiode bei 9°) über doppelt so hoch wie der der Vergleichsgruppe des Grundversuches (4 Std Licht bei 24°, Dunkelperiode bei 24°). Niedere Temperatur während der Dunkelheit fördert also allgemein die Chlorophyllausbildung, hohe Nachttemperatur hemmt sie.

Das stimmt mit Befunden von Bandurski, Scott, Pflug und Went (1953) überein. Bei Tomatenpflanzen, die unter verschiedenen Tag- und Nachttemperaturen aufgezogen wurden bei sonst konstanten Bedingungen, nimmt der Grad der Blattfärbung mit steigender Phototemperatur zu, mit steigender Nachttemperatur jedoch ab. Umgekehrt bedingen niedere Phototemperaturen lichte Blattfärbung, eine Tagestemperatur von 4° C wirkt physiologisch auf die Pigmentausbildung wie vollständige Dunkelheit.

d) Kopplung der Lichtperiode mit niedriger Temperatur. Die Beeinflussung der Chlorophyllsynthese durch niedere Temperatur während der Lichtperiode geht weiterhin aus der Abb. 37 hervor. Hier ist wieder für *Brassica nigra* das Ergebnis dargestellt, das aus einer Koppelung der 4stündigen Lichtperiode mit einer Temperatur von 9° resultiert bei sonst üblicher „Kälteunterbrechung" der warmen Dunkelperiode zu verschiedenen Zeiten (Versuchsbeschreibung S. 107). Das Minimum des

Farbstoffgehaltes wurde von der 2. auf die 3. Versuchsgruppe verschoben. Die Maxima der 1. und 5. Gruppe bleiben aber bestehen.

Durch die allgemein niederen E-Werte wird der obenerwähnte Befund der amerikanischen Autoren bestätigt, nachdem niedere Phototemperaturen auf die Chlorophyllsynthese hemmend wirken. Die Blätter aller Gruppen blieben lichtgrün, ließen aber trotzdem schon makroskopisch deutlich die unterschiedlichen Einflüsse der nächtlichen 2. „Kälteperioden" erkennen.

2. Verhältnis der Chlorophyllkomponenten a und b bei Brassica nigra.

Abweichende Extinktionswerte von Lösungsgemischen, deren Einzelkomponenten bei verschiedenen Wellenlängen maximal absorbieren, können prinzipiell entweder auf Konzentrationsunterschieden zwischen den Lösungen oder aber auf einem wechselnden Verhältnis der Komponenten beruhen. Da die starken Unterschiede zwischen den Extinktionen der Versuchsgruppen von vornherein auf unterschiedliche Chlorophyllsyntheseleistungen hinweisen, war nur noch die Frage zu klären, ob die zu verschiedener Nachtzeit gebotenen „Kältecyclen" auch das Mengenverhältnis der Chlorophylle a und b beeinflussen. Dazu wurde bei *Brassica nigra* nach 8tägiger Grundversuchsdauer das Gesamtchlorophyll der Keimblätter von den anderen Farbstoffen abgetrennt (nach der Methode von SEYBOLD und EGLE 1938; vereinfacht) und seine Extinktion im Spektrophotometer bei 6600 Å (maximale Absorption von Chlorophyll a) sowie bei 6425 Å (maximale Absorption von Chlorophyll b) bestimmt. Daraus lassen sich nach COMAR und ZSCHEILE (1942) die absoluten Mengen der Chlorophylle a bzw. b berechnen[1]. (Die beiden Autoren trennten Carotin und Xanthophyll nicht ab.)

Von 125 Pflanzen wurden die Kotyledonen unter Zusatz von feinem Seesand (MERCK) und Ca-Carbonat zerrieben und mit einem Methanol-Benzingemisch extrahiert (70 Teile Methanol 90%ig + 30 Teile Petroläther, Siedepunkt 66—68°). Nach Abfiltration (Glasfilternutsche) wurde unter Wasserzusatz im Schütteltrichter das Chlorophyll quantitativ in das Benzin überführt und der Methylalkohol mit dem Xanthophyll abgetrennt.

Anschließend wurde die Benzinlösung im N-Strom bis auf etwa 5 cm³ eingedickt (Wasserbad 32—33°) und auf die an die Wasserstrahlpumpe angeschlossene Puderzuckersäule gegeben. Benzinzusatz brachte das Karotin zum Durchlaufen; darnach wurde mit etwa 5 cm³ Benzol das restliche Xanthophyll abgetrennt. Nach kurzer Entwicklung mit Benzin (+ 6 Tropfen Methanol auf 50 cm³) wurde trockengesaugt.

Die Chlorophyllabsorptionszone wurde dann aus der Säule herausgestochen, auf der Filternutsche mit absolutem Methylalkohol eluiert und das Gesamtchlorophyll im Schütteltrichter unter Wasserzusatz in peroxydfreien Äther überführt.

[1] Bei der Chromatographie und bei den spektrophotometrischen Messungen war Herr H. CLAUSS behilflich.

Die ätherischen Lösungen wurden jeweils auf 100 cm³ aufgefüllt und ihre Extinktionen gegen reinen Äther als Vergleichslösung bei einer Schichtdicke von 0,995 cm mit einem Beckman-Spektrophotometer bei den Wellenlängen 6600 Å und 6425 Å bestimmt.

Die absoluten Chlorophyllwerte errechnen sich aus den folgenden beiden Formeln (Comar u. Zscheile):

Konz. a mg/l = $9{,}93\ E_{6600} - 0{,}777\ E_{6425}$ und Konz. b mg/l = $17{,}6\ E_{6425} - 2{,}81\ E_{6600}$.

a) In die Abb. 38 sind, auf 100 Pflanzen bezogen, die absoluten Mengen (mg) der Chlorophylle a und b aufgetragen. Eine Berechnung auf das Frischgewicht der extrahierten Keimblätter verschiebt die Kurvenpunkte nur unwesentlich. Deutlich wird die sehr unterschiedlich rasche Chlorophyllbildung in den einzelnen Versuchsgruppen bestätigt: Die Keimlinge der Kontrolle und der 2. Gruppe enthalten nur etwa die Hälfte des Chlorophylls a, das bei den Gruppen 1 und 5 gebildet wird, beim Chlorophyll b sogar noch weniger. Zum Vergleich wurden noch die Extinktionswerte derselben ätherischen Lösungen mit dem Engel-Kolorimeter bestimmt (bei 610 mμ; Abb. 38, obere Kurve), sie stimmen mit den aus den alkoholischen Rohextrakten gewonnenen Werten überein (vgl. Abb. 30, ausgezogene Kurve; die allgemein geringere Extinktion erklärt sich aus der wesentlich stärkeren Verdünnung der ätherischen Lösungen).

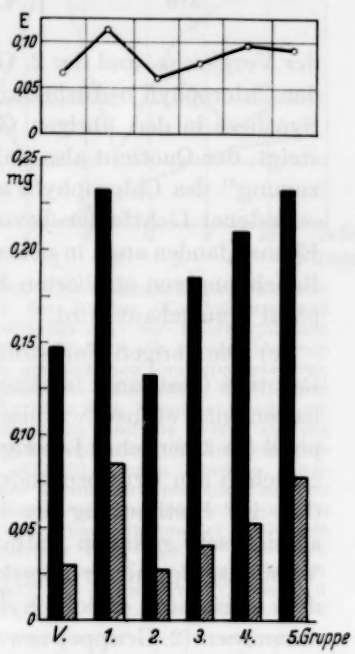


Abb. 38. *Brassica nigra*. Absoluter Chlorophyllgehalt der Kotyledonen von 100 Pflanzen nach 8tägiger Grundversuchsdauer (Kälteperioden in warmer Dunkelphase, vgl. Abb. 1). Je Gruppe wurden 125 Pflanzen extrahiert. Abszisse: Nummer der Versuchsgruppen. Ordinate: Chlorophyllmenge in Milligramm. Schwarz: Chlorophyll a. Schraffiert: Chlorophyll b. Darüber: E-Werte derselben Lösungen im Engel-Kolorimeter (Chlorophyll a und b ungetrennt; λ = 610 mμ; d = 1,0 cm).

Damit ist zugleich die Berechtigung erwiesen, für die alkoholischen Rohchlorophyllextrakte vom Trockengewicht der Blätter auszugehen (vgl. „Methode"), da sowohl gleiche Pflanzenzahl als auch Frisch- oder Trockengewicht als Bezugsgröße übereinstimmende Ergebnisse zeitigen.

Zwischen dem Chlorophyllgehalt der Blätter und ihrem Eiweiß-Stickstoffgehalt besteht insofern ein linearer Zusammenhang, als sich die Werte, jeweils auf 100 mg Trockensubstanz bezogen, einander entsprechen (vgl. Tabelle 3). Der lösliche Stickstoff zeigt dagegen keine so unmittelbare Beziehung zum Chlorophyll, wie Sideris (1947) auch bei Ernährungsversuchen mit *Ananas comosus* fand.

b) Aus der Tabelle 6 geht das Verhältnis der Chlorophyllkomponenten a : b hervor: Die Quotienten zeigen, daß der geringere Chlorophyllgehalt

Tabelle 6. *Chlorophyllquotienten a:b bei Brassica nigra unter dem Einfluß tiefer Temperaturen zu verschiedenen Zeiten der täglichen Dunkelperiode (Grundversuch, vgl. Abb. 1).*

	Versuchsgruppe					
	V	1	2	3	4	5
a:b	4,78	2,75	4,83	4,49	4,10	3,02

der Vergleichs- und der 2. Gruppe mit einer relativ stärkeren Hemmung der Chlorophyll b-Ausbildung verbunden ist, während mit zunehmender Synthese in den übrigen Gruppen auch der Anteil des Chlorophylls b steigt, der Quotient also sinkt. Dies beweist erneut die „zeitliche Bevorzugung" des Chlorophylls a, es wird wie auch bei Keimpflanzen verschiedener Lichtfelder bevorzugt gebildet (SEYBOLD und EGLE 1937). Ebenso fanden auch in neuerer Zeit GOODWIN und OWENS (1947), daß bei Belichtung von etiolierten Keimlingen Chlorophyll a rascher als Chlorophyll b aufgebaut wird.

c) Die übrigen Farbstoffe folgen dem Chlorophyll: Die E-Werte des Carotins (bestimmt im Engel-Kolorimeter in Benzol bei 470 mμ) verhalten sich ebenso wie die Chlorophyllwerte, während beim Xanthophyll (in ätherischer Lösung bei 500 mμ photometriert) die Unterschiede zwischen den Gruppen undeutlicher sind. Als Gelegenheitsbeobachtung (bei der Bestimmung des löslichen Stickstoffes) sei erwähnt, daß die an sich sehr geringen Anthocyanmengen bei *Brassica* bei den einzelnen Versuchsgruppen im umgekehrten Verhältnis ausgebildet werden; mit dem geringsten Chlorophyllgehalt fällt der höchste Anthocyangehalt zusammen (2. Gruppe) usw.

Niedere Temperaturen bewirken somit zu verschiedener Zeit der Nachtperiode nicht nur eine sehr unterschiedlich starke Ausbildung der Farbstoffe, sondern sie beeinflussen auch charakteristisch das Verhältnis der beiden Chlorophyllkomponenten.

IV. Besprechung.

Aus den Ergebnissen dieser Untersuchung geht deutlich hervor, daß niedere Temperaturen, die in Teilabschnitten der täglichen Dunkelperiode geboten werden, je nach dem Zeitpunkt der Darbietung auf die Entwicklung sehr unterschiedlich einwirken. Dabei reagieren einzelne Entwicklungsvorgänge, wie das Streckungswachstum, die Substanzproduktion bei den Blättern oder die Ausbildung der Blattfarbstoffe, durchaus verschiedenartig auf die niederen Temperaturperioden, insofern, als der Förderung des einen Vorganges (immer im Vergleich zur Kontrolle) die mehr oder weniger starke Hemmung eines anderen entsprechen kann, ohne daß unmittelbare Beziehungen deutlich werden.

Für Lang- und Kurztagpflanzen getrennt, ist das in den Abb. 39 und 40 nochmals zusammengefaßt (Grundversuch). Die vom durchschnittlichen Verhalten etwas abweichende Beeinflussung des Längenwachstums bei *Brassica nigra* (Abb. 3) sowie des Substanzgehaltes bei *Lactuca sativa* (Abb. 20) blieb dabei unberücksichtigt. Hervorgehoben sei hier noch einmal die bezeichnende gegensätzliche Beeinflussung des Substanzgehaltes der Blätter von Lang- und Kurztagpflanzen und die bei den beiden photoperiodischen Typen gleichsinnige Wirkung auf Streckungswachstum und Blattpigmentbildung.

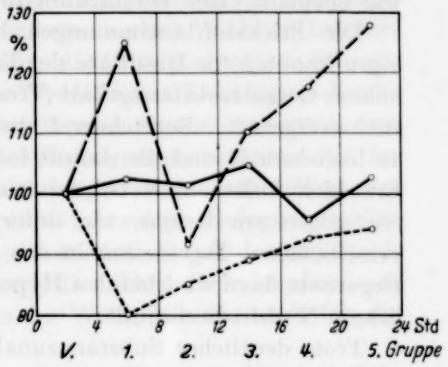


Abb. 39. Streckungswachstum, Substanzgehalt der Blätter (Kotyledonen) und Chlorophyllgehalt bei Langtagpflanzen unter dem Einfluß von zu verschiedenen Zeiten der täglichen Dunkelperiode gebotener niederer Temperatur (9° C, sonst 24° C). Sämtliche Versuche wurden zusammengefaßt und die Werte auf den Vergleichsgruppenwert (V, Dunkelperiode ohne „Kälte") bezogen. Abszisse: Nummer der Versuchsgruppen und Zeit ihrer 4stündigen Perioden niederer Temperatur in Stunden nach Beginn der 4stündigen Lichtperiode (vgl. Abb. 1). —— Substanzgehalt der Keimblätter (Trockengewicht); — — relativer Chlorophyllgehalt (E); — — — Länge der Hypokotyle.

1. Substanzgehalt.

Beim Substanzgehalt der Blätter erklären sich die Ergebnisse weitgehend aus einer unterschiedlichen Einwirkung der „Kälteperioden" auf die skotophile bzw. photophile Phase der endogenen Tagesrhythmik, für deren zeitliche Einregulierung vor allem der Beginn der Lichtperiode maßgebend ist (BÜNNING). Daraus folgt auch der zumindest für die 2. Hälfte der Dunkelperiode gesicherte Unterschied zwischen Langtagpflanzen und Kurztagpflanzen: Die hemmende Wirkung der Temperaturcyclen war meist dann am größten (d. h. der Substanzgehalt am geringsten), wenn die „Kälteperiode" vollständig auf die photophile Phase traf, also mit der Förderung synthetischer Prozesse zusammenfiel. Die hydrolytischen, abbauenden Vorgänge, die durch die während der übrigen Zeit herrschende hohe Temperatur gefördert wurden, besonders während der skotophilen Phase, mußten diesen Effekt noch verstärken. — Umgekehrt war der größte Substanzgehalt dann zu beobachten, wenn die niedere

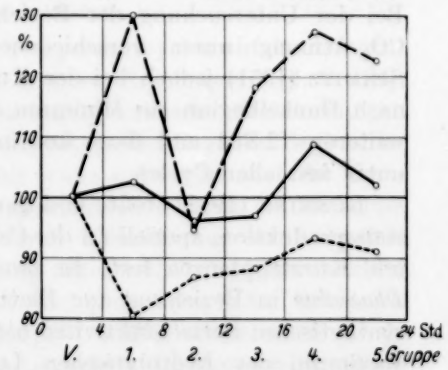


Abb. 40. Wie Abb. 39, aber bei Kurztagpflanzen.

Temperatur in die skotophile Phase traf und so hemmend auf die *ab*bauenden Prozesse wirkte; in diesem Falle waren die aufbauenden der photophilen Phase durch die hier günstigere Temperatur gefördert, was ebenfalls einer Verstärkung des Effektes gleichkam.

Die Stickstoffbestimmungen bei den Keimblättern von *Brassica nigra* konnten die Resultate der Trockengewichtsmessungen bestätigen, hohem Gesamtsubstanzgehalt (Trockengewicht) entsprach hoher Eiweißstickstoffgehalt. Bezeichnend waren aber der gegensätzliche Gehalt an löslichem N und die daraus folgenden Abweichungen im Verhältnis Eiweiß-N:löslichem N bei den einzelnen Versuchsgruppen (Tabelle 5). Sie zeigen am besten, wie unterschiedlich niedere Temperaturen zu verschiedenen Tageszeiten in den Stoffwechsel eingreifen. — Ganz im Gegensatz dazu wird bei den Hypokotylen das Verhältnis Eiweiß-N:löslichem N nicht beeinflußt.

Trotz deutlicher Substanzzunahme bei den Gesamtpflanzen zeigten die Keimblätter unter den gegebenen Versuchsbedingungen (relativ kurze Lichtperiode, hohe Temperatur) mit zunehmendem Alter meist eine Substanzabnahme (starke Atmung, Reservestoffabbau), d. h. im ganzen überwogen bei den Blättern abbauende Vorgänge. Daraus muß gefolgert werden, daß die unterschiedliche Wirkung niedriger Temperaturen hier in erster Linie auf die Beeinflussung einer endogen gesteuerten Atmungsrhythmik zurückzuführen ist. Die Bedeutung der photophilen Phase beruht dann auf einer Teilkompensation des Stoffverlustes.

Nach den Versuchsergebnissen müßte somit während der photophilen Phase geringere, in der skotophilen Phase höhere Atmung bestehen, wie das BÜNNING bereits früher (z. B. 1946) angenommen hat. Bei der Untersuchung der Beziehungen zwischen Blütenbildung und CO_2-Atmung unter verschiedenen photoperiodischen Cyclen fand SCHMITZ (1951) jedoch bei der Kurztagpflanze *Kalanchoë Bloßfeldiana* nach Dunkelbeginn ein Minimum der CO_2-Abgabe, ein Maximum nach weiteren 12 Std und dann kontinuierlichen Abfall (im Dauerdunkel) unter fast allen Cyclen.

BÜNNING (1951) stellte endogen bedingte Unterschiede in der Substanzproduktion, speziell an der Cellulosesynthese, bei Langtagpflanzen und Kurztagplanzen fest. Er fand, wie auch EHRENBERG (1951) an *Phaseolus* in Beziehung zur Blattbewegung, daß der Höhepunkt der synthetischen Fermentaktivität bereits am Beginn der photophilen, das Maximum der hydrolytischen Leistungsfähigkeit der Fermente am Beginn der skotophilen Phase erreicht werden kann. Diesem Ergebnis entspricht von den beschriebenen Versuchen das Verhalten von *Lactuca sativa*, wo entsprechend der stärksten Substanzproduktion die größte „Kältehemmung" (= Minimum im Substanzgehalt) mit dem Beginn der photophilen Phase zusammenfällt (Abb. 20, Gruppe 3; „Kälte"

12—16 Std nach Lichtbeginn). Bei den anderen Fällen scheint die größte bzw. geringste Aktivität gegen den Höhepunkt der jeweiligen Phase verschoben zu sein, was wieder darauf hinweist, daß nicht bei allen Objekten die Rhythmik genau übereinstimmenden Verlauf zeigt. Vor allem verwendete Bünning Keimlinge aus sehr nährstoffreichen Samen (*Soja*, *Phaseolus;* nur so ließ sich die Cellulosesynthese fassen), während die meisten der vorliegenden Versuche mit Keimlingen durchgeführt wurden, die aus relativ nährstoffarmen Samen stammten, um auch in dieser Hinsicht kontrollierbare Bedingungen zu haben. — Im Versuchsteil wurde auch schon darauf hingewiesen, daß infolge des zweimaligen Temperaturwechsels von 15°C mit reizphysiologischen Einflüssen zu rechnen ist, die eventuell den zeitlichen Ablauf der Rhythmik modifizieren. Die Hauptregulation durch die Lichtperiode ist aber nach den Versuchen sicher. In entsprechender Weise gilt das auch für die anderen untersuchten Vorgänge.

Für das mit der Erwartung nicht übereinstimmende kleinere Substanzminimum bei Langtagpflanzen bei einer „Kälteeinwirkung" in der Zeit 8—12 Std nach Lichtbeginn (bzw. 4—8 Std nach Beginn der Dunkelheit; Gruppe 2, z. B. bei *Brassica nigra*, Abb. 16) — nach der obigen Deutung wäre ein Maximum zu fordern — dürfte der geringe Gehalt an Chlorophyll mitverantwortlich sein; dessen Ausbildung wird zu dieser Zeit am stärksten gehemmt, was gerade nach der Keimung eine Assimilationsdepression während der Lichtperiode zur Folge hat. Bei den Kurztagpflanzen verstärkt diese Depression das ohnehin vorhandene (und zu erwartende) Minimum des Substanzgehaltes zu dieser Zeit.

2. Streckungswachstum.

Die unterschiedliche Wirkung der Temperaturcyclen auf das Längenwachstum der Hypokotyle erweitert frühere Ergebnisse (vgl. S. 104), nach denen das Streckungswachstum tagesperiodische Schwankungen aufweist. Zur Zeit des stärksten Zuwachses, in der Regel zu Beginn der Dunkelheit (bei *Brassica* und *Cannabis* etwas später) ist auch die Hemmung durch niedere Temperaturen am stärksten, es tritt ein Minimum der Hypokotyllänge auf; daß dies durch Behinderung der Assimilat- und eventuell auch Wuchsstoffableitung durch „Kälte" gleich nach der Lichtperiode vielleicht noch verstärkt wird (durchweg hoher Substanzgehalt der Blätter während der 1. Gruppe), wurde schon erwähnt. Je geringer aber gegen das Ende der Dunkelperiode der Zuwachs ist, desto weniger kann sich auch eine „Kältehemmung" auswirken, zumal dann das Zuwachsmaximum in der 1. Nachthälfte nicht gestört wird. In einigen Fällen (z. B. *Plantago*, Abb. 5) erreicht die Zuwachsrhythmik in der Nachtmitte ein Minimum, um gegen das Ende der Dunkelperiode wieder anzusteigen. Wie bei der ähnlichen etiolementverhindernden

Wirkung des Lichtes ist dabei starke Wachstumshemmung mit der Ausbildung eines kräftigen Habitus verbunden (standfeste Hypokotyle, frühe Epinastie der Kotyledonen). Dies wurde auch durch einen orientierenden Versuch bestätigt, bei dem an Stelle der Perioden niederer Temperatur 4stündige Zusatzlichtperioden (ohne Temperaturwechsel) geboten wurden. Seine Ergebnisse stimmen vollkommen mit denen aus den Versuchen mit zeitlich verschobenen Gaben niederer Temperatur während der Dunkelperiode überein.

Für die Regulierung der Zuwachsperiodizität ist in erster Linie der Beginn der Dunkelperiode maßgebend, wie die Versuche mit verschieden langen Lichtperioden zeigen (2:22; 4:20; 8:16): Die hemmende Wirkung niederer Temperatur ist immer in zeitlich gleichem Abstand vom Dunkelbeginn am größten. Vor allem die Übereinstimmung zwischen Langtag- und Kurztagpflanzen deutet auf das Zurücktreten endogener Komponenten. Dabei verhalten sich in dieser Hinsicht Streckungs- und Teilungswachstum übereinstimmend, auch die Kernteilungsrhythmik hat vorzugsweise nicht endonomen Charakter (BÜNNING 1952).

3. Chlorophyllgehalt.

Bemerkenswert ist bei der charakteristischen Beeinflussung des Pigmentgehaltes der Blätter die physiologische Unwirksamkeit tiefer Temperaturen auf die Chlorophyllbildung, die 4—8 Std nach Dunkelbeginn zur Einwirkung kommen: Einer durchweg starken Förderung der Chlorophyllbildung durch „Kälteperioden" sofort nach Beginn und gegen das Ende der Dunkelperiode bis zu 130% gegenüber der Kontrolle (Dunkelzeit ohne „Kälte"; vgl. Abb. 39 und 40) steht zu dieser Zeit eine zum Teil sogar geringere Chlorophyllmenge als bei der Kontrolle gegenüber. Auch im Komponentenverhältnis der Chlorophylle a und b besteht Übereinstimmung zwischen der Kontrollgruppe und der Versuchsgruppe 2. — Langtagpflanzen und Kurztagpflanzen reagieren dabei gleich, wenn man von dem bei mehreren Kurztagpflanzen auftretenden leichten Abfall der Werte während der 5. Gruppe absieht (Abb. 40; das gleiche gilt auch für die Mittelkurve des Streckungswachstums).

Die auch auf die Chlorophyllbildung zu verschiedener Nachtzeit so unterschiedliche Wirkung niederer Temperatur, die sich unter anderem im Komponentenverhältnis der einzelnen Versuchsgruppen ausdrückt (Tabelle 6), läßt an die Beeinflussung tagesperiodischer Vorgänge denken, die an der Farbstoffsynthese beteiligt sind.

Nun stehen Chlorophyllgehalt und Stickstoffgehalt bei den Keimblättern der Langtagpflanze *Brassica nigra* insofern in linearem Zusammenhang, als einem relativ hohen Eiweiß-Stickstoffanteil am Trockengewicht auch eine höhere Chlorophyllmenge entspricht und

umgekehrt (Tabelle 3 und Abb. 38). Aus den bei Langtagpflanzen und Kurztagpflanzen übereinstimmenden Chlorophyllmessungen ist zu erwarten, daß auch bei den Kurztagpflanzen unter den vorliegenden Bedingungen der niederste prozentuale Stickstoffanteil an der Blatttrockensubstanz während der 2., der höchste in der 4. und 5. Gruppe erreicht wird; d.h., daß in dieser Hinsicht Langtagpflanzen und Kurztagpflanzen übereinstimmen, obwohl der Substanzgehalt bzw. die Substanzproduktion *insgesamt* vorzüglich von endogenen Faktoren gesteuert wird. In dieser Beziehung dürfte die Chlorophyllbildung mit der endogenen Rhythmik zusammenhängen, doch scheint nach unseren Ergebnissen vor allem der Beginn der Dunkelperiode die entscheidende Rolle zu spielen, vor allem zu Beginn der Pigmentbildung kurz nach der Keimung. Andererseits weisen die Versuche Raus (1953) mit Zusatzlichtperioden sowie die Angaben Wellensieks (1952) für die Kurztagpflanze *Perilla* darauf hin, daß im Keimlingsstadium die *aufbauenden* Prozesse, also einschließlich der Pigmentbildung, bei beiden photoperiodischen Typen noch übereinstimmen und der Einfluß der endogenen Tagesrhythmik auf die synthetischen Vorgänge sich erst in späteren Entwicklungsstadien bemerkbar macht. Demgegenüber folgen, wie aus den vorstehenden Versuchen zu schließen ist, zumindest die hydrolytischen Prozesse (Atmung) von Anfang an einer endogen gesteuerten, sich bei Langtagpflanzen und Kurztagpflanzen unterscheidenden Rhythmik. Es scheint, daß bei starker Substanzzunahme (Assimilation!) die endogene Steuerung der Atmung überlagert werden kann. Die genauere Analyse muß weiteren Versuchen vorbehalten bleiben.

Substanzproduktion, Streckungswachstum und Chlorophyllbildung sind enzymatisch gesteuerte Vorgänge und deshalb temperaturabhängig. Damit ist es nicht verwunderlich, daß die Einwirkung höherer Temperaturen zu verschiedenen Zeiten einer kühlen Nachtperiode genau gegenläufige Ergebnisse zeitigt. Immerhin kann auf diese Weise ein rhythmischer Vorgang etwa verfolgt und festgelegt werden (wahrscheinlich besser als durch Zusatzlichtperioden, bei denen unter Umständen die Assimilation modifizierend wirken kann): die Auswirkung der Wärmeperiode ist um so stärker, je größer die Intensität des Vorganges zu dieser Zeit ist. Wie sehr die Tagestemperatur auf den Ablauf der täglichen Rhythmik regulierend wirkt, zeigen die Versuche, bei denen die Lichtperiode mit tiefer Temperatur verbunden wurde.

Die Versuche bestätigen, daß niedere Temperaturen auf den Ablauf autonomer und aitiogener Vorgänge wesentlichen Einfluß haben. Schon daraus können wir ersehen, wie komplex die Temperatureinflüsse beim Thermoperiodismus sind.

Wellensiek (1952) fand neuerdings bei der Kurztagpflanze *Perilla*, daß eine Nachttemperatur von 5° die Blütenanlegung vollständig unter-

drückt, und nach WENT (1950a) wird der Fruchtansatz fast nur von der Nachttemperatur bestimmt. Der Versuch erscheint lohnend, auch diese Temperaturwirkungen durch „Kältegaben" zu verschiedenen Nachtzeiten auf bestimmte Abschnitte der Dunkelperiode festzulegen, um so zu prüfen, ob auch an dieser thermoperiodischen Reaktion etwa die endogene Tagesrhythmik beteiligt ist.

V. Zusammenfassung.

Niedere Temperaturen, die einige Stunden während der täglichen Dunkelperioden auf Keimlinge einwirken, beeinflussen die Entwicklung je nach dem Zeitpunkt ihrer Darbietung innerhalb dieser Dunkelperioden in charakteristischer Weise unterschiedlich. Als Kriterien wurden bei den Keimpflanzen von 7 Lang- und 7 Kurztagarten das Streckungswachstum, der Substanzgehalt der Blätter und die Chlorophyllmenge untersucht.

1. Bei allen Versuchsobjekten wurde das Streckungswachstum der Hypokotyle unter verschiedenen Licht-Dunkel-Cyclen (2:22; 4:20; 8:16) durch niedere Temperatur (9° C), die zu Beginn der Dunkelperiode (24° C) einwirkte, am stärksten gehemmt. Gegen das Ende der Dunkelheit gebotene „Kälteperioden" hemmten im allgemeinen weniger. Die unterschiedliche Wirkung beruht auf der Beeinflussung der täglichen Zuwachsperiodizität des Längenwachstums. Diese Periodizität ist nicht bei allen Pflanzen gleichmäßig stark ausgebildet; für ihre Regulierung ist ebenso wie für die Kernteilungsrhythmik in erster Linie der direkte Einfluß des Licht-Dunkel-Wechsels maßgebend. Der Substanzgehalt der Hypokotyle (Frisch- und Trockengewicht) entspricht ihrer Länge.

2. Die Beeinflussung des Substanzgehaltes der Keim- und Folgeblätter ist hauptsächlich von der Wirkung der Temperaturcyclen auf die Phasen der endogenen Tagesrhythmik der Pflanzen abhängig: Niedere Temperaturen während der photophilen Phase führten durch Hemmung der synthetischen Vorgänge zu einem Substanzminimum, während der skotophilen Phase aber durch Hemmung der hydrolytischen Prozesse zu einem Substanzmaximum. Die gegensätzlichen Ergebnisse bei Langtagpflanzen und bei Kurztagpflanzen zeigen erneut den Einfluß der endogenen Tagesrhythmik auf die Substanzbildung bei Blättern.

3. Niedere Temperatur, die 4—8 Std nach Beginn der Dunkelperiode gegeben wurde, war bei beiden photoperiodischen Typen in allen Fällen für die Chlorophyllbildung physiologisch unwirksam oder bewirkte gegenüber der Kontrolle sogar eine leichte Hemmung. Dem stand eine Erhöhung des Chlorophyllgehaltes bis zu 130% (der Kontrolle; Dunkelperiode ohne tiefe Temperaturen) bei der Einwirkung niederer Temperaturperioden nach Beginn und gegen das Ende der

Dunkelzeit gegenüber. Die Ergebnisse lassen die Beteiligung tagesrhythmischer Vorgänge an der Ausbildung der Blattfarbstoffe vermuten.

4. Perioden höherer Temperatur (24° C) zu verschiedener Zeit kühler Nachtperioden (9° C) ergaben bei den untersuchten Vorgängen genau umgekehrte Resultate: An die Stelle stärkster „Kältehemmung" trat nun größte Förderung durch Wärme usw.

Weitere Versuche mit *Brassica nigra* ergaben:

5. Die unterschiedliche Beeinflussung des Streckungswachstums ist 3—4 Tage, die der Substanzproduktion der Keimblätter etwa 5—6 Tage nach der Keimung faßbar, die Wirkung auf die Chlorophyllbildung bereits nach einem Versuchstag.

6. Der Stickstoffgehalt der Hypokotyle geht ihrem Substanzgehalt bzw. ihrer Größe parallel; weder das Verhältnis des Eiweiß-N zum löslichen N noch der prozentuale N-Anteil am Trockengewicht wird durch die „Kältecyclen" merklich beeinflußt.

7. Das Eiweiß-N der Keimblätter entspricht ihrem Substanzgehalt (Trockengewicht), Eiweiß-N und lösliches N verhalten sich gegensätzlich. Der niederste N-Anteil am Trockengewicht wurde während der 2. Versuchsgruppe (tiefe Temperatur 8—12 Std nach Beginn der 4stündigen Lichtperiode), der höchste in der 4. Gruppe (niedere Temperatur 16 bis 20 Std nach Beginn der Lichtperiode) erreicht.

8. Niedere Temperaturen zu verschiedenen Zeiten der Dunkelperiode beeinflussen nicht nur die Chlorophyllausbildung unterschiedlich, sondern auch das Verhältnis der Chlorophyllkomponenten a und b in charakteristischer Weise (je größer der Chlorophyllgehalt, desto kleiner der Quotient).

9. Durch Koppelung der 4stündigen Lichtperiode mit niederer Temperatur (9° C) wird die größte Empfindlichkeit gegen tiefe Temperaturen der Nachtmitte zu verschoben (stärkste Etiolementverhinderung und geringster Chlorophyllgehalt 12—16 Std nach Lichtbeginn).

Die Untersuchungen wurden durch Leihgaben der Deutschen Forschungsgemeinschaft gefördert. — Herrn Professor Dr. E. Bünning danke ich für die Anregung zu dieser Untersuchung, sowie für ihre ständige Förderung.

Literatur.

Bandursky, R. S., F. M. Scott, M. Pflug and F. W. Went: The effect of temperature on the color and anatomy of tomato leaves. Amer. J. Bot. **40**, 41 (1953). — Baranetzky: Die tägliche Periodizität im Längenwachstum. Mém. Akad. d. St. Pétersbourg, VII. s. **27** (1879). Zit. nach W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II, S. 255. — Bünning, E.: Untersuchungen über den physiologischen Mechanismus der endogenen Tagesrhythmik bei Pflanzen. Z. Bot. **37**, 433 (1942). — Die allgemeinen Grundlagen der photoperiodischen Empfindlichkeit. Flora, N. F. **38**, 93 (1944). — Die entwicklungsphysiologische Bedeutung der endonomen Tagesrhythmik bei den Pflanzen. Naturwiss. **33**, 271 (1946). —

Über die photophile und skotophile Phase der endogenen Tagesrhythmik. Planta (Berl.) **38**, 521 (1950). — Der tagesperiodische Verlauf der Substanzproduktion und speziell der Zellulosesynthese in Beziehung zur photoperiodischen Reaktionsweise. Planta (Berl.) **39**, 460 (1951). — Über den Tagesrhythmus der Mitosehäufigkeit in Pflanzen. Z. Bot. **40**, 193 (1952). — Comar, C. L., and F. P. Zscheile: Analysis of plant extracts for chlorophylls a and b by a photospectrometric method. Plant Physiol. **17**, 198 (1942). — Dorland, R. E., and F. W. Went: Plant growth under controlled conditions: VIII. Growth and fruiting of the chili pepper (*Capsicum annuum*). Amer. J. Bot. **34**, 393 (1947). — Ehrenberg, M.: Beziehungen zwischen Fermenttätigkeit und Blattbewegung bei *Phaseolus multiflorus* unter verschiedenen photoperiodischen Bedingungen. Planta (Berl.) **38**, 244 (1950). — Goodwin, R. H., and O. v. H. Owens: The formation of chlorophyll a in etiolated oat seedlings. Plant Physiol. **22**, 197 (1947). — Harder, R.: Über die endogene Tagesrhythmik der Fermentaktivität, Guttation und Blütenbewegung bei *Kalanchoë Bloßfeldiana* und *Phaseolus multiflorus*. Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. **1949**, 1. — Klein, G.: Handbuch der Pflanzenanalyse, Bd. IV/2, S. 1345. Wien 1933. — Loo, Shih-Wei: Preliminary experiment on the cultivation of *Baeria chrysostoma* under sterile conditions. Amer. J. Bot. **33**, 382 (1946). — Mackinney, G.: Some absorption spectra of leaf extracts. Plant Physiol. **13**, 123 (1938). — Mayer, H.: Untersuchungen über die Chlorophyllase. Planta (Berl.) **11**, 294 (1930). — Rau, W.: Über die Wirkung von Licht zu verschiedenen Tageszeiten auf Substanzproduktion und Stickstoffgehalt von Keimpflanzen. Diss. Tübingen 1953. — Sachs, J.: Über den Einfluß der Lufttemperatur und des Tageslichtes auf die stündlichen und täglichen Änderungen des Längenwachstums. Arb. bot. Inst. Würzburg **2**, 100 (1872). — Seybold, A., u. K. Egle: Lichtfeld und Blattfarbstoffe I. Planta (Berl.) **26**, 491 (1937). — Zur chromatographischen Methode der Blattpigmente. Planta (Berl.) **29**, 114 (1938). — Sideris, C. P.: Chlorophyll and protein interrelationships in *Ananas comosus* (L.) Merr. Plant Physiol. **22**, 160 (1947). — Simonis, W.: Der Einfluß verschiedenfarbigen Anzuchtlichtes auf die CO_2-Assimilation und den Farbstoffgehalt von *Helodea canadensis*. Planta (Berl.) **29**, 129 (1939). — Wellensiek, S. J.: Photoperiodism and temperature in *Perilla*. Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch., Ser. C **55**, 701 (1952). — Went, F. W.: Plant growth under controlled conditions: II. Thermoperiodicity in growth and fruiting of the tomato. Amer. J. Bot. **31**, 135 (1944a). — Plant growth under controlled conditions: III. Correlation between various physiological prozesses and growth in the tomato plant. Amer. J. Bot. **31**, 597 (1944b). — Plant growth under controlled conditions: V. The relation between age, light, variety and thermoperiodicity of tomatoes. Amer. J. Bot. **32**, 469 (1945). — Thermoperiodicity. In: Murneek, A. E., and R. O. Whyte, Vernalisation and Photoperiodism. Chronica Botanica **11** (1948). — The climatic control of flowering and fruit set. Amer. Naturalist **84**, 101 (1950a). — The response of plants to climate. Science (Lancaster, Pa.) **112**, 489 (1950b). — Willstätter, R., u. A. Stoll: Untersuchungen über Chlorophyll. Berlin 1913.

Dr. Berthold Schwemmle, Botanisches Institut der Universität Tübingen.

Planta, Bd. 43, S. 133—162 (1953).

Aus dem Botanischen Institut der Universität München.

ENTWICKLUNGSGESCHICHTLICHE UND HISTOGENETISCHE STUDIEN AN *SARRACENIA*-SCHLAUCHBLÄTTERN.

Von

INGRID ROTH.

Mit 17 Textabbildungen.

(Eingegangen am 20. Juli 1953.)

Problemstellung.

So sehr von jeher *Nepenthes* im Mittelpunkt morphologischen Interesses stand, so wenig bemühte man sich bisher um die Deutung und Entstehungsweise der Schlauchblätter von *Sarracenia*, die — ihren äußeren Gestaltungsverhältnissen nach zu schließen — keine besonderen morphologischen Rätsel aufzugeben schienen. Diese Unterlassung ist jedoch durchaus ungerechtfertigt; denn gerade die Entwicklungsgeschichte des *Sarracenia*-Blattes in seinen frühesten Stadien ist komplizierter und differenzierter als diejenige von *Nepenthes*. Aus morphologisch-entwicklungsgeschichtlichen Beschreibungen des *Sarracenia*-Schlauchblattes kann man deshalb meist nur soviel entnehmen, daß sich dieses unten in einen scheidigen Teil gliedert, dessen Ränder unterhalb der kurzen Stielzone zusammenlaufen, während der laminöse schlauchförmige Abschnitt des Blattes sich auf der abaxialen Seite in einen Deckel verschiedener Ausmaße und Formen verlängert; auf der adaxialen Seite des Blattes aber reiche vom Scheidenende bis zur Schlauchmündung ein kielartiger Auswuchs hinauf, der den Anlaß dazu gegeben hat, das *Sarracenia*-Schlauchblatt mit einem *Iris*-Schwertblatt zu vergleichen; da der Schlauchteil des Blattes der peltaten Spreite anderer Blätter homolog sei, stelle der Deckel des Schlauches nichts anderes dar als die eigentliche primäre Blattspitze. Ist es doch bereits seit BAILLON und GOEBEL bekannt, daß das Ascidium von *Sarracenia* mit einem umgewandelten Schildblatt verglichen werden kann, dessen Flächenwachstum lediglich zugunsten des Randwachstums unterdrückt wird, nicht umgekehrt, wie in einem neu erschienenen Lehrbuch irrtümlicherweise berichtet wird. TROLL konnte nämlich als allgemeine Gesetzmäßigkeit feststellen, daß bei Schlauchblättern die radiale Zellvermehrung die tangentiale Zellproduktion überwiegt.

Der Vergleich des *Sarracenia*-Schlauchblattes mit dem schwertförmigen Blatt von *Iris*, erstmals von MACFARLANE aufgeworfen, später von GOEBEL übernommen und neuerdings von TROLL wieder erwogen, gründet sich insgesamt lediglich auf äußere habituelle Ähnlichkeiten,

wie Kielbildung und mediane Abflachung des Blattes. Der Gedanke hätte aber allein dann fruchtbar werden können, wenn man ihn auch auf die Entwicklungsgeschichte und Histogenese beider Blätter ausgedehnt hätte; obgleich die Entwicklungsvorgänge des *Iris*-Blattes von verschiedenen Autoren mißverstanden und falsch gedeutet wurden.

GOEBEL nennt das *Sarracenia*-Blatt auf Grund seiner Ähnlichkeit mit *Iris*-Blättern ein „unifaziales Hohlblatt". „Denken wir uns, ein junges *Iris*-Blatt erhalte unterhalb seines Scheitels eine Einsenkung, die sich zum Schlauche verlängert, so entsteht ein Blatt, das nicht vollständig zur Schlauchbildung verbraucht wurde, sondern auf seiner Vorderseite einen Kiel besitzt." GOEBEL greift zwar bei seinen Studien auf jüngere Entwicklungsstadien des *Sarracenia*-Blattes zurück, doch unterläßt er es, tiefgreifendere Konsequenzen aus der vergleichenden Betrachtungsweise mit dem *Iris*-Blatt zu ziehen, zumal er die allerjüngsten Entwicklungsstadien von *Sarracenia* unberücksichtigt ließ. Den Kiel des *Sarracenia*-Blattes identifizierte er merkwürdigerweise mit den Flügeln des *Nepenthes*-Schlauches, wobei besonders zu betonen ist, daß GOEBEL diese nicht als die eigentlichen Blattränder betrachtete, sondern als bloße Emergenzleisten ansah. Eine ähnliche Überlegung, nämlich daß der unpaare Kiel von *Sarracenia* den paarigen Säumen von *Nepenthes* homolog sei (bilamellae ventrales in alam mediam conjunctae), findet sich übrigens schon bei MACFARLANE. Der Deckel wird von GOEBEL als der Endabschnitt der Lamina betrachtet, wie dies vor ihm bereits MORREN getan hatte.

Die GOEBELsche Deutungsweise übernahm auch TROLL in großen Zügen, indem er ebenfalls auf die rein äußerliche Übereinstimmung des *Sarracenia*-Blattes mit dem *Iris*-Schwertblatt hinwies. Die Kielanlage dagegen ist nach TROLL anfänglich mit der Querzone, aus der ja später die adaxiale Schlauchwand entsteht, identisch. Der Stiel wird für „unifazial" gehalten und die Schlauchblattbildung von *Sarracenia* den von TROLL früher herausgearbeiteten Bauprinzipien anderer Schild- und Schlauchblätter untergeordnet.

Nicht wesentlich weiter führen die Schlußfolgerungen von ARBER, die *Sarracenia*-Blätter auch auf ihre Innervationsverhältnisse hin untersuchte. Den Deckel von *Sarracenia* erklärt sie wie den von *Nepenthes* als „a localized hypertrophy of the collar bordering the pitcher aperture", da in ihm die Haupt- und Seitennerven zusammenlaufen: „In *Heliamphora*, *Sarracenia*, *Darlingtonia*, and *Nepenthes*, the parallel veins of the pitcher converge towards the midrib at the apex, and it is from this strongly vascular median region that the lid or other appendage is formed." Den Kiel von *Sarracenia* betrachtet ARBER in Anlehnung an die Gegebenheiten bei *Heliamphora* als ein Verschmelzungsprodukt aus zwei Flügeln, welche Vermutung sie durch den Nervenverlauf im Kiel zu

beweisen sucht: In der Kielanlage von *Sarracenia* ist zwar meist nur eine Reihe von Leitbündeln anzutreffen; deren Xyleme sind jedoch nach zwei verschiedenen Seiten orientiert (nämlich abwechselnd nach rechts und links) und darin verrät sich nach ARBER die Doppelnatur des Kiels bei *Sarracenia*: „These bundles, however, face in two opposite directions, thus revealing the dual origin of the wing." Überdies liegen bei *Heliamphora* zwei Bündel auf der Ventralseite an der „Nahtstelle" vor den Flügelleisten, bei *Sarracenia* zwar nur eines, das sich aber unterhalb der Schlauchöffnung in zwei aufteilt, woraus ARBER schließen zu dürfen glaubt, daß es ein Verschmelzungsprodukt aus zwei Bündeln darstelle. „There is a single ventral suture bundle, but below the aperture this strand divides into two, which form the marginal bundles of the rim. It thus seems best to regard the single suture bundle as representing two united ventral bundles, which separate below the aperture." Hierzu vergleiche man die Abbildung bei ARBER (S. 564, Fig. 1, A 4), wo auf einem Querschnitt durch die obere Kannenhälfte von *Heliamphora nutans* vor den beiden Flügeln (d. h. noch innerhalb der adaxialen Schlauchwand) zwei ventrale Bündel mit introrsen Xylemen vorzufinden sind; ARBER nennt sie „ventral suture bundles"; ein einziges solches „Nahtbündel" zeigt ARBER bei *Sarracenia* auf Fig. 1, C_2 etwa in der Mitte der Schlauchwand; während sie auf Querschnitten direkt unterhalb der Kannenöffnung wie bei *Heliamphora* zwei ventrale „Nahtbündel" einzeichnet (Fig. 1, B_3 b).

Auch LLOYD bringt in seinem Buch über fleischfressende Pflanzen keine neuen Gesichtspunkte mehr zu diesem Problem. Er stimmt im großen und ganzen vollkommen mit TROLLS Ansichten überein: „I have examined the development of the leaf of *S. minor* and can generally agree with TROLL". Lediglich gegen die Homologisierung des *Sarracenia*-Schlauchblattes mit dem *Iris*-Schwertblatt trägt LLOYD ernstere Bedenken und dies allein deswegen, weil das *Iris*-Primordium seiner Ansicht nach eine andere Entwicklung durchläuft als das *Sarracenia*-Blatt. Er konnte nämlich bei seinen Untersuchungen, die sich auf *S. minor* beziehen, vor allem nicht die Bildung eines zweiten Vegetationspunktes (Scheitels) am Blatt erkennen, wie dies GOEBEL für das *Iris*-Blatt beschreibt: „It is not, however, possible to localize a definite growing point for the leaf base, while even at this young stage, the apex of growth of the leaf blade is just visible". Einzig und allein dieser Feststellung halber glaubt LLOYD bezüglich eines Vergleiches von *Sarracenia*-Schlauchblättern mit *Iris*-Schwertblättern TROLL nicht beistimmen zu können: „But there is no conclusive evidence that the only apex ever seen, the leaf-apex, is secondary, as in the case of *Iris*, though I hesitate to deny the parallel accepted by TROLL". Diese Bemerkung LLOYDS ist zunächst insoferne richtigzustellen, als TROLL gar nicht im geringsten

die Ansicht vertritt, daß die *Iris*-Blattspreite durch eine zweite Spitzenbildung (secondary apex) zustande käme, indem er ausdrücklich betont: „GOEBEL . . . betrachtet diese Oberblattanlage (von *Iris*) als einen sekundären Scheitel, ist also der Ansicht, daß die eigentliche Blattspitze an der Vereinigungsstelle der Scheidenränder . . . zu suchen ist . . . Die *Iris*-Blattanlagen jedoch sind meinen früheren Ausführungen zufolge (TROLL 1932, S. 172) anders zu verstehen. Vor allem fehlt ihnen die auf S. 264 als Akrovergenz bezeichnete kongenitale Hyponastie. Sie sind also nicht von vornherein in eine den Vegetationspunkt überdachende Stellung aufgekrümmt, vielmehr liegt ihre Spitze seitlich. Da zudem der Blattgrund dem Oberblatt im Wachstum voraus ist, so wird an der Vereinigungsstelle der Scheidenränder ein Blattscheitel vorgetäuscht, der in Wirklichkeit nichts anderes ist als der Punkt, an dem Unter- und Oberblatt aneinandergrenzen" (TROLL 1939, S. 1184). Die Anschauungen von LLOYD und TROLL bezüglich der Entwicklungsgeschichte des *Sarracenia*-Blattes sind deshalb durchaus miteinander vereinbar, da beide Forscher eine völlig normale Ontogenese ohne jegliche sekundäre Spitzenbildung bei *Sarracenia* voraussetzen. Aber auch GOEBEL behauptet an keiner Stelle, daß an jungen *Sarracenia*-Blattanlagen eine von mir so genannte „Übergipfelung" stattfände; er erkennt bei beiden Blättern lediglich eine Übereinstimmung hinsichtlich der medianen Abflachung und der „Unifazialität" des Oberblattes (siehe oben das Zitat von GOEBEL). LLOYD vertritt ferner wie TROLL die Auffassung, daß sich der Blattkiel von *Sarracenia* unabhängig von den wahren Blatträndern entwickle: „In these later stages it is quite evident that the margins of the leaf base meet transversely, and that the wing (Kiel) arises quite independently of it." Auch der Blattstiel von *Sarracenia* wird bei LLOYD — in Anlehnung an die Theorie TROLLS — als „unifazial" bezeichnet: „It is solid, and has unifacial structure."

Als Hauptergebnisse unserer Diskussion können wir demnach folgende Punkte herausstellen:

1. Trotz der äußeren Ähnlichkeit mit dem *Iris*-Schwertblatt schlägt das *Sarracenia*-Schlauchblatt nach Ansicht der Autoren eine völlig normale Blattentwicklung ohne sekundäre Spitzenbildung ein.

2. Der Kiel entwickelt sich unabhängig von den wahren Blatträndern und wird von TROLL zunächst mit der Querzone in Zusammenhang gebracht; seine Entstehung sowie sein Wachstum sind unbekannt.

3. Im Stielabschnitt herrscht nach Meinung der Autoren „Unifazialität" vor, die von TROLL für eine unbedingte Voraussetzung der Schlauchblattbildung überhaupt gehalten wird.

Im folgenden werden wir nun zu zeigen haben, ob und inwieweit sich diese Thesen bei kritischer Betrachtungsweise von Entwicklungsgeschichte und Histogenese des *Sarracenia*-Blattes aufrechterhalten lassen.

Innervationsverhältnisse des Blattstieles.

Was zunächst die Gefäßbündelverteilung im stielartigen Abschnitt des *Sarracenia*-Blattes anlangt, so ist hier eine kreisförmige Anordnung der Leitelemente erkennbar, die durch ihre Anwesenheit den Eindruck eines „unifazialen" Blattabschnittes erweckt. Fig. 2 vermittelt ein Querschnittsbild durch die Stielregion direkt oberhalb des Scheidenendes. In der Mitte des „Bündelkreises" findet sich noch zusätzlich ein zentrales Leitbündel mit dorsalwärts gerichtetem Xylem. Daß dieser selbe Leitbündelkreis am Stielansatz aber nur „Unifazialität" vortäuscht, ergibt sich aus dem Querschnittsbild der Fig. 1, das die anatomischen Verhältnisse am oberen Ende des scheidigen Teiles wiedergibt; der gleiche Bündelring (mit dem zentral gelegenen Bündel), wie wir ihn in der unteren Stielregion antrafen, kehrt also auch in der Scheide wieder; diese stellt aber auf alle Fälle

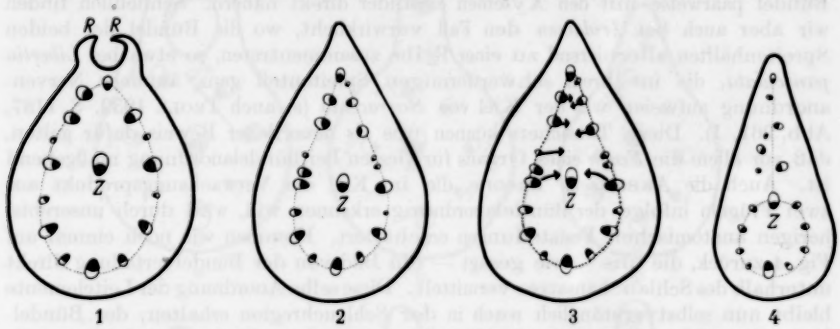


Abb. 1. Blattquerschnitte von *Sarracenia Chelsonii*-Bastarden: Fig. 1, durch die oberste Scheidenregion („Übergangszone"). Fig. 2, untere Stielregion. Fig. 3, Schema der Leitbündelumgruppierung in der oberen Stielregion; die Pfeile zeigen in Richtung der Umlagerung der Leitbündel. Fig. 4, Nervenanordnung im Blattstielkopf. *R—R* Blattränder; *Z* zentrales Bündel.

ein bifaziales Organ dar (Troll 1932 und Roth 1953). Es liegen hier demnach ähnliche Tatsachen vor, wie sie bereits für die Rankenzone von *Nepenthes* geschildert worden sind. Bei Betrachtung der Fig. 1 fällt sofort auf, daß die Blattscheide in dieser Höhe noch ziemlich massiv gestaltet ist und etwa ovale Umrißformen besitzt; auf diese Beobachtung wird später noch zurückzukommen sein. Ein etwas anderes Bild ergibt sich am Blattstielkopf, unmittelbar unterhalb des Schlauchansatzes (Fig. 4). Auch hier finden wir wieder einen Teil der Leitbündel im Kreis angeordnet, der aber nun gegen die Dorsalseite etwas verschoben erscheint. Da jedoch bereits in diesem Stielabschnitt der Kiel als wesentliches Element hervortritt, ist es weiter nicht erstaunlich, daß er auch in dieser Zone schon seine eigene Innervation aufweist. Wie kommt aber eine solche Umgruppierung und Neuanordnung der Bündel in der oberen Stielregion zustande? Um die Verhältnisse genau studieren zu können, ziehen wir noch einmal das Querschnittsbild der Fig. 2 heran, wo wir einen einfachen Bündelring mit Zentralbündel vorgefunden hatten: Indem sich nun die seitlich vom Mittelbündel (etwa auf derselben Höhe) gelegenen Nerven etwas nach innen gegen das zentrale Bündel hin verlagern, ergibt sich ein kleinerer, der Dorsalseite genäherter Kreis, bei dem das zentrale Bündel sozusagen die Rolle des „Ventralmedianus" übernimmt. Alle davon ventralwärts gelegenen Nerven dagegen sind in der Mediane noch enger zusammengerückt und mehr oder weniger zu einer Reihe angeordnet worden, wobei verständlicherweise die Xyleme der einzelnen Bündel abwechselnd nach zwei verschiedenen Richtungen orientiert sein müssen, wenn jeweils ein Bündel der einen Seite mit

einem der anderen Seite alterniert (hierzu Fig. 3); kleine Unregelmäßigkeiten sind dabei natürlich nicht ausgeschlossen. Im Kiel von *Sarracenia* liegen also tatsächlich anatomische Gegebenheiten vor, die an die Innervationsverhältnisse in *Iridaceen*-Schwertblättern insoferne erinnern, als wir dort am Übergang von Scheide zu Spreite ähnliche Umgruppierungen der Leitelemente verfolgen können. Haben wir doch in der Scheidenregion von *Iris* noch einen offenen Bogen von Bündeln zu suchen, der sich hier direkt in die schwertförmige Spreite hinein fortsetzt und — infolge der medianen Abflachung derselben — zu zwei Reihen von Bündeln mit jeweils endoskopen Xylemen umgestaltet wird. Dem anatomischen Verhalten des *Sarracenia*-Blattes kommt die Bündelgruppierung in der Schwertspreite von *Tofieldia calyculata* noch näher, insoferne sich hier die Leitelemente zu einer einzigen Bündelreihe anordnen, so zwar, daß sich die gegenüberliegenden Bündel paarweise mit den Xylemen einander direkt nähern. Schließlich finden wir aber auch bei *Iridaceen* den Fall verwirklicht, wo die Bündel der beiden Spreitenhälften alternierend zu einer Reihe zusammentreten, so etwa bei *Libertia paniculata*, die in ihrem schwertförmigen Spreitenteil ganz ähnliche Nervenanordnung aufweist wie der Kiel von *Sarracenia* (s. auch TROLL 1939, S. 1187, Abb. 961, I). Diese Tatsachen können uns als neuerlicher Beweis dafür gelten, daß vor allem die *Form* eines Organs für dessen Leitbündelanordnung maßgebend ist. Auch die ARBERsche Theorie, die im Kiel ein Verwachsungsprodukt aus zwei Flügeln infolge der Bündelanordnung erkennen will, wird durch unserebisherigen anatomischen Feststellungen erschüttert. Kommen wir noch einmal auf Fig. 4 zurück, die uns — wie gesagt — ein Bild von der Bündelverteilung direkt unterhalb des Schlauchansatzes vermittelt. Diese selbe Anordnung der Leitelemente bleibt nun selbstverständlich auch in der Schlauchregion erhalten; der Bündelkreis setzt sich somit direkt in die Schlauchwandung hinein fort, wogegen die ventrale Bündelreihe den Kiel weiterhin versorgt. Dadurch wird nun erst recht unsere Behauptung bekräftigt, daß im Stielabschnitt keine von TROLL so definierte „Unifazialität" vorherrscht und daß sich dieser Mangel der Unifazialität auch auf den Schlauchteil selbst erstreckt.

Verfolgen wir aber die Schnittserien vom Scheidenende aus (Fig. 1) noch etwas weiter nach unten, so werden wir noch mehr zu der Überzeugung gelangen, daß der Blattstielkopf wahrhaftig keine „unifaziale" Leitbündelanordnung im Sinne TROLLS aufweist. Der unterste scheidige Teil des Blattes ist nämlich flach ausgebreitet und besitzt die übliche hufeisenförmige Bündelverteilung mit einem etwas stärker hervortretenden Dorsalmedianus. Etwas weiter oben jedoch erkennen wir, daß sich einige von den seitlichen Bündeln in der Mittelrippe sowie der Dorsalmedianus selbst verzweigen und ventralwärts Abzweigungen mit teilweise endoskopen Xylemen bilden. Die Abzweigung des Dorsalmedianus ist von vornherein ziemlich kräftig entwickelt und wird — indem sie vom Dorsalmedianus (ventralwärts) abrückt — zum späteren zentralen Leitbündel. Die übrigen Abzweigungen der seitlichen Nerven, die — soweit notwendig — eine Drehung um 180° durchmachen, gruppieren sich in der Art, daß schließlich ein Kreis entsteht, derselbe Kreis, den wir bereits am Scheidenende vorfanden (Fig. 1). Von einer Verschmelzung der äußersten Lateralnerven zum Ventralmedianus kann also hier auf keinen Fall die Rede sein. Die geschilderten Verhältnisse finden sich bei gut entwickelten Blättern von *Chelsonii*-Bastarden. Im Prinzip die gleiche, jedoch etwas abweichende und variierte Bündelanordnung ist beispielsweise in jüngeren Blättern von *Sarracenia purpurea* anzutreffen, worüber Abb. 2 eingehend Aufschluß erteilt. Eine hufeisenförmige Gruppierung der Leitelemente tritt auch hier im untersten scheidigen Abschnitt in Erscheinung (Fig. 5). Das zentral gelegene Bündel im oberen Scheidenabschnitt entsteht jedoch durch Verschmelzen von Abzweigungen der beiden neben dem Dorsalmedianus gelegenen Seitennerven (1 und 1′ der Fig. 6—8). Wie Fig. 7 erkennen läßt, bilden sich diese Abzweigungen erst im massiven Teil

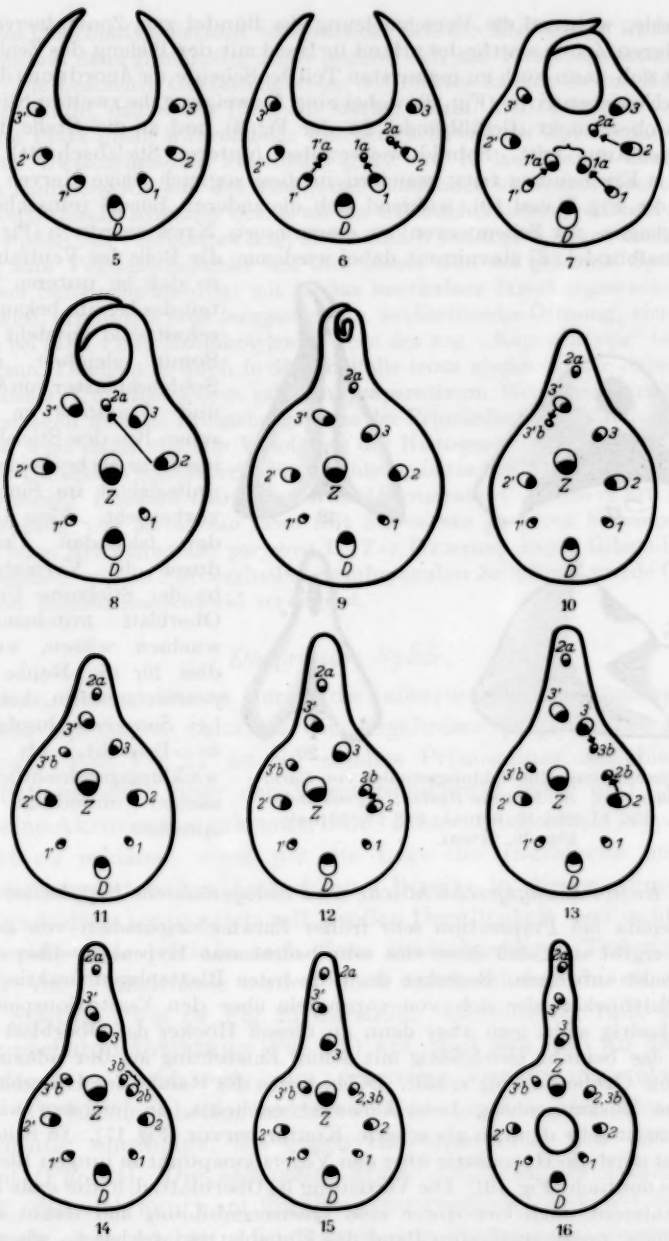


Abb. 2. Blattquerschnitte von *Sarracenia purpurea*: Fig. 5, unterster Scheidenteil. Fig. 6, erste Verzweigung der Lateralnerven. Fig. 7 und 8, Vereinigung zweier Abzweigungen zum Zentralbündel und Verlagerung der dritten an die Stelle des „Ventralmedianus". Fig. 9, oberste Scheidenregion. Fig. 10, unterste Stielzone. Fig. 11—13, „Einwandern" einiger Bündel in den Kiel und neuerliche Verzweigung. Fig. 14 und 15, Bildung eines zweiten Bündelkreises durch Anlagerung von Seitennerven an das Zentralbündel. Fig. 16, untere Schlauchzone mit Bündelkreis und Reihenanordnung der Nerven im Kiel. Z Zentrales Bündel. Sonstige Erklärung im Text.

der Scheide, während die Verschmelzung der Bündel zum Zentralnerven erst in noch höheren Zonen stattfindet; Hand in Hand mit der Bildung des Zentralnerven vollzieht sich dann auch im massivsten Teil der Scheide die Anordnung der Bündel zum geschlossenen Kreis (Fig. 8), wobei eine Abzweigung des zweiten Seitennerven (2) nach oben rückt (Gefäßbündel 2a der Fig. 8) und an die Stelle des echten Ventralmedianus tritt. Sobald weiter oben (unterer Stielabschnitt) die Kielbildung in Erscheinung tritt, wandern in diese sogleich einige Nerven ein (3, 3′ und 2a der Fig. 9 und 10), während sich die anderen Bündel (einschließlich der Verzweigungen der Seitennerven) zu einem neuen Kreis anordnen (Fig. 11—15); das Zentralbündel (*Z*) übernimmt dabei wiederum die Rolle des Ventralmedianus, so daß im unteren Schlauchteil das bereits bekannte Querschnittsbild entsteht (Fig. 16). Somit gleichen sich die Schlauchblätter von *Sarracenia* und *Nepenthes* im anatomischen Bau des Stielabschnittes insoferne, als bei beiden Pseudounifazialität im Sinne TROLLS vorherrscht. Eine Umgehung der fehlenden Unifazialität durch die Vermutung, daß in der Stielzone Unter- und Oberblatt miteinander verwachsen wären, wie TROLL dies für die Ranke von *Nepenthes* annahm, kommt aber bei *Sarracenia* insoferne nicht in Betracht, als die entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen unbedingt dagegen sprechen.

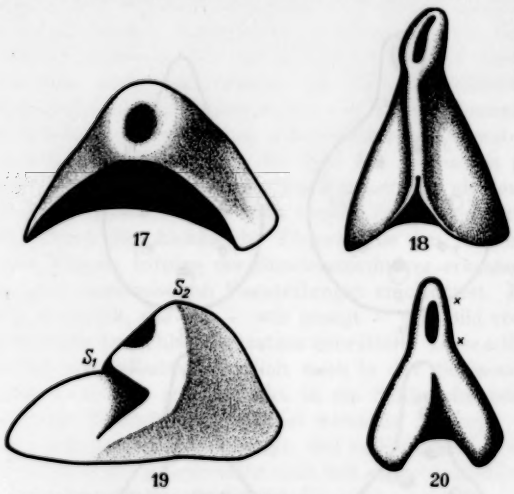


Abb. 3. Verschiedene Entwicklungsstadien von *Sarracenia*-Primordien. S_1 Primäre Spitze; S_2 sekundäre Spitze. Fig. 17 und 19, 60mal; Fig. 18, 35mal; Fig. 20, 24mal.

Entwicklungsgeschichtliche und histogenetische Ergebnisse.

a) Bereits bei Präparation sehr früher Entwicklungsstadien von *Sarracenia*-Blättern ergibt sich, daß diese eine sehr bedeutsame Hyponastie über den Vegetationspunkt aufweisen. Bestehen doch die ersten Blattanlagen praktisch nur aus einem Blatthöcker, der sich von vornherein über den Vegetationspunkt neigt. Sehr frühzeitig sieht man aber dann an diesem Höcker das Oberblatt sich entwickeln, das beinahe gleichzeitig mit seiner Entstehung auf der adaxialen Seite eine seichte Grubenbildung erhält. Dabei treten die Ränder des Unterblattes, was in diesem Zusammenhang bemerkenswert erscheint, an jüngsten wie älteren Stadien meist sehr deutlich als scharfe Kontur hervor (Fig. 17). In Seitenansicht betrachtet wird die Hyponastie über den Vegetationspunkt an jungen Blattanlagen besonders deutlich (Fig. 19). Die Vertiefung im Oberblatt, d. h. die erste Schlauchanlage, entsteht auch hier durch eine Querzonenbildung und damit sekundäre Randbildung, unabhängig vom Rand des Unterblattes, welcher — wie wir später sehen werden — mit dem eigentlichen Primordialrand identisch ist. Da jedoch die Ränder des Unterblattes zunächst so stark hervortreten, ist die Wulstbildung im Anfang präparativ nicht so deutlich zu verfolgen. Wie Fig. 17 veranschaulicht, sitzt die Blattscheide dem Vegetationspunkt anfänglich mit breiter Basis auf; sie dehnt sich in diesem Stadium mehr in der Transversalebene aus. Erst im weiteren

Verlauf des Oberblattwachstums verschmälert sich die Blattanlage in der Transversalebene und etwa gleichzeitig damit beginnt sich die Kielanlage auszugliedern (Fig. 18). Die besondere Gestaltungsweise des Blattes kommt in der Hauptsache dadurch zustande, daß in der Folge ein starkes Rand- und Längenwachstum des Oberblattes Platz greift, während das Flächenwachstum der Spreite fast gänzlich zurücktritt. Zwischenstadien zwischen Fig. 17 und 18 lassen auch deutlich zum Ausdruck kommen, wie aus der annähernd rundlichen bis ovalen Grubenbildung ein längsverlaufender schmaler Schlitz an der Schlauchmündung entsteht (Fig. 20). Auch die Spitze des Oberblattes neigt sich nämlich anfänglich etwas nach innen in Richtung zum Vegetationspunkt hin, und indem nun der gesamte Spreitenrand (die spätere Schlauchmündung) mit in das interkalare Streckungswachstum einbezogen wird, ergibt sich eine langgestreckte, schlitzförmige Öffnung, eine Erscheinung, die bei sehr vielen Monokotylenblättern des sog. „Kapuzentyps" beobachtet werden kann. Doch ist es auch in diesem Falle trotz eingehendster entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen auf rein präparativem Wege nicht möglich, genauere Aussagen über die Entstehungsweise der Primordien zu machen; eindeutige Ergebnisse wird daher erst die Verfolgung der Histogenese liefern.

b) Als Untersuchungsmaterial für die histogenetischen Studien dienten einerseits *Sarracenia Chelsonii*-Gartenbastarde (*Sarracenia Chelsonii* VEITCH ist aus einer Kreuzung von *Sarracenia rubra* mit *Sarracenia purpurea* hervorgegangen), sowie als reine Art *Sarracenia purpurea* L. Zur Fixierung diente Gilson-Petrunkewitsch-Gemisch und als Färbemittel der embryonalen Zellwände wurde Gentianaviolett und Tannin-Eisenchlorid verwendet.

Die primäre Spitze.

Mediane Längsschnitte durch die allerjüngsten Blattanlagen von *Sarracenia* bestätigen zunächst die Ergebnisse präparativer Betrachtungsweise. Auf Fig. 21 ist ein solches Primordium abgebildet, das sich auffallend stark über den Vegetationspunkt neigt und darin eindeutig seine Akrovergenz erkennen läßt. Diese „kongenitale Hyponastie" ist leicht zu erklären, wenn wir die Lage der Initialzelle und deren Segmentierungsart näher betrachten. Bereits in diesen jungen Entwicklungsstadien können wir mit großer Deutlichkeit beobachten, daß die subepidermale Initiale nach dem zweischneidigen Teilungsschema tätig ist; die Verhältnisse werden noch anschaulicher an einem etwas älteren Stadium, wie es Fig. 25 darstellt. Gleichzeitig fällt an dieser und der nächsten Abbildung (Fig. 22) auf, daß sich nun an der jungen Blattanlage — unabhängig vom primären Vegetationspunkt — ein zweiter Wachstumsscheitel herauszubilden beginnt, der eine Wachstumsrichtung einschlägt, die gegen die erste etwa um 45° gedreht erscheint (Fig. 24). Die sekundäre Spitze (S_2) mit der Initialzelle J_2 (Fig. 22), die sich nun vom Sproßvegetationspunkt abkehrt und senkrecht nach oben wächst, folgt jedoch von Anfang an einem anderen Wachstumsmodus, indem sie sich dem Dreizellrhythmus (3-Z-Rh) des Periklinal-Antiklinal-Typus anschließt; auf Fig. 22 sind die ersten Segmente (stärker umrandet) gerade sichtbar. Nachdem sich die Blattanlage auf diese Weise noch etwas vergrößert hat, wird nun auch eine

seichte Einbuchtung auf der adaxialen Seite zwischen den beiden Scheitelpunkten sichtbar: der erste Beginn der Schlauchbildung. Fig. 23 läßt deutlich werden, auf welche Weise sich diese Einbuchtung vollzieht; oberhalb des primären Wachstumsscheitels treten nämlich jetzt in

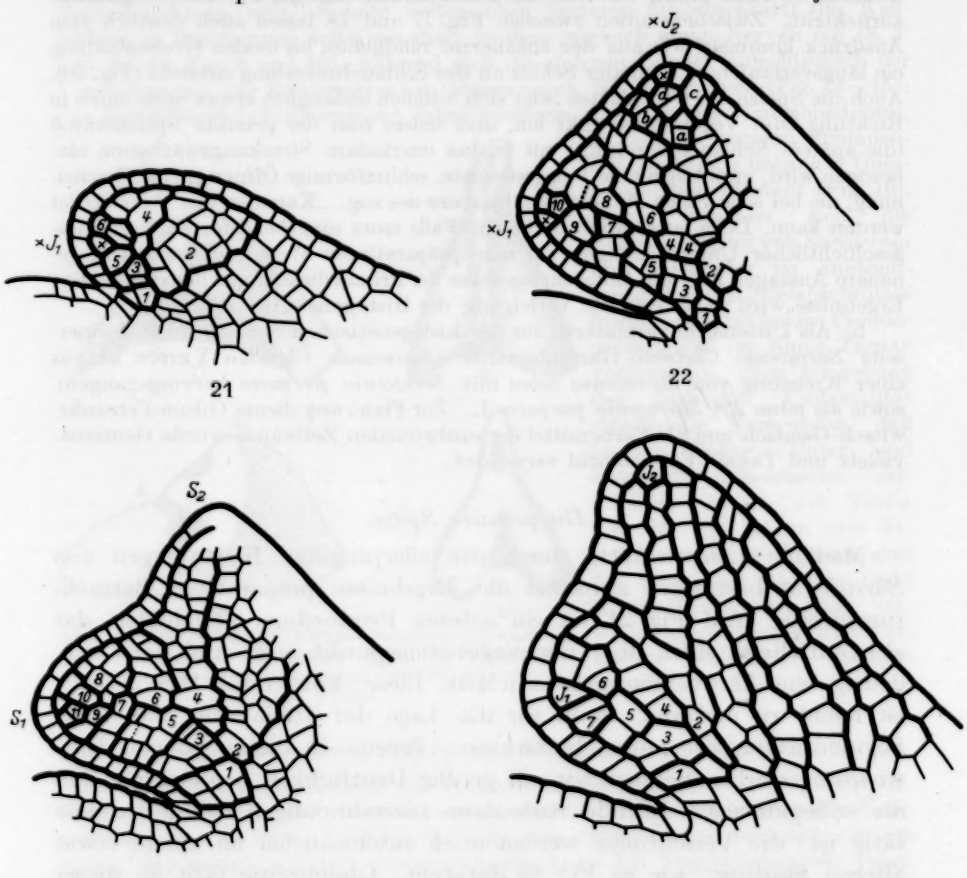
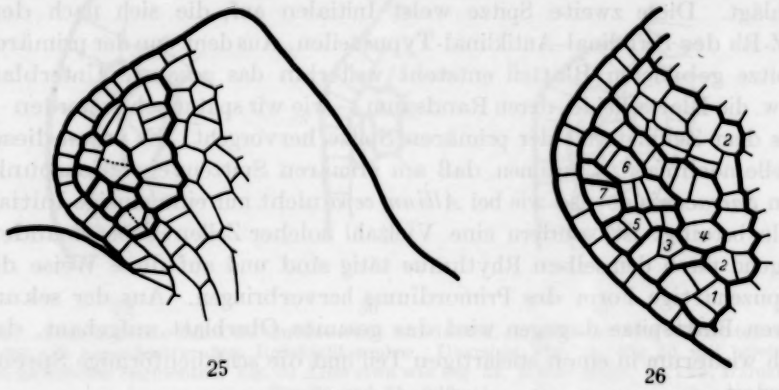


Abb. 4. Mediane Längsschnitte durch *Sarracenia*-Primordien: Fig. 21 zeigt die Hyponastie des Blattes über den Vegetationspunkt sowie die Segmentierungsart der Initialzelle in der primären Spitze: es ist der zweischneidige Modus. Fig. 22, etwas ältere Blattanlage mit sekundärer Spitze, deren Initiale nach dem 3-Z-Rh arbeitet. Fig. 23 und 24, Beginn der Grubenbildung durch Periklinalteilungen über der primären Spitze. S_1 und S_2 primäre und sekundäre Spitze mit den Initialzellen J_1 und J_2. Einzelne Segmente stärker eingerandet und numeriert. Fig. 21—23, 189mal; Fig. 24, 226mal.

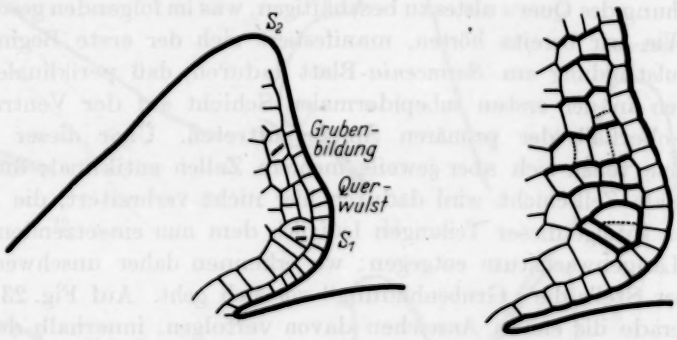
einigen Zellen der ersten subepidermalen Schicht periklinale Teilungen auf, wodurch eine leichte Vorwölbung bewirkt wird, die den ersten Anstoß zur Querwulstbildung gibt. In dem darübergelegenen Blattabschnitt treten dagegen einzig Antiklinalteilungen auf, so daß dort eine Mulde entstehen muß, wie Fig. 23 veranschaulicht. Aber auch in diesem

Entwicklungsstadium ist die zweischneidige Initiale des primären Wachstumsscheitels meist noch nachweisbar (Fig. 24). Diese Abbildung ist vornehmlich auch dazu geeignet, noch einmal die Wachstumsrichtungen der beiden Blattvegetationspunkte zu verdeutlichen: während die pri-



25 26

Abb. 5. Fig. 25, medianer Längsschnitt durch Primordium. Fig. 26, Längsschnitt durch die ehemalige primäre Spitzenzone; Initialzelle in Auflösung begriffen. Übersicht Fig. 34. Beide Figuren 226mal.



27 28

Abb. 6. Fig. 27, Blattlängsschnitt, die verschiedenen Teilungsebenen in der ersten subepidermalen Schicht auf der Ventralseite zeigend. Fig. 28, Längsschnitt durch die Zone des beginnenden Ventralmeristems. Neu eingezogene Zellwände punktiert. Übersicht Fig. 46. Fig. 27, 189mal; Fig. 28, 226mal.

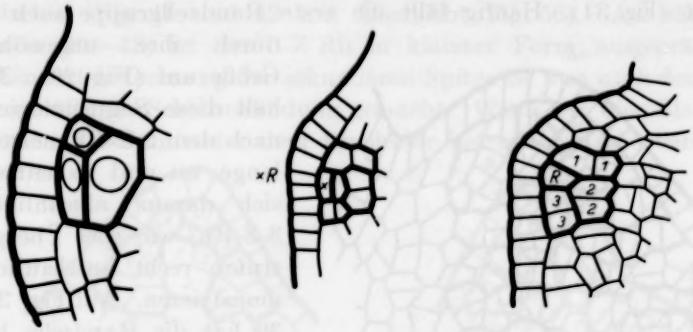
märe Spitze streng über den Achsenvegetationspunkt geneigt ist, stehen die Zellreihen des sekundären Scheitels fast senkrecht dazu (Fig. 24). Erst in einem noch späteren Stadium wird die zweischneidige Initiale der primären Spitze langsam aufgelöst (Fig. 28; Übersicht hierzu Fig. 46), indem sie sich durch Anti-, später auch Periklinalwände aufteilt (Fig. 26; Übersicht Fig. 34). Wir haben demnach bis hierher als wichtigste Tatsachen herauszustellen: Das Primordium von *Sarracenia* neigt sich mit seiner primären Spitze von vornherein über den Vegetationspunkt

und wächst so kürzere Zeit mit Hilfe von zweischneidigen subepidermalen Initialen; auf dem Rücken des Primordiums entsteht sodann nach Analogie des *Allium cepa*-Typs eine zweite Blattspitze, die die erste übergipfelt, indem sie ihre Wachstumsrichtung senkrecht nach oben einschlägt. Diese zweite Spitze weist Initialen auf, die sich nach dem 3-Z-Rh des Periklinal-Antiklinal-Typus teilen. Aus dem von der primären Spitze gebildeten Blatteil entsteht weiterhin das gesamte Unterblatt bzw. die Blattscheide, deren Randsaum — wie wir später sehen werden — aus dem Zellmaterial der primären Spitze hervorgeht. Es ist an dieser Stelle nochmals zu betonen, daß am primären Spitzenvegetationspunkt von *Sarracenia* ebenso wie bei *Allium cepa* nicht nur eine einzige Initialzelle beteiligt ist, sondern eine Vielzahl solcher Zellen nebeneinanderliegend nach demselben Rhythmus tätig sind und auf diese Weise die kapuzenartige Form des Primordiums hervorbringen. Aus der sekundären Blattspitze dagegen wird das gesamte Oberblatt aufgebaut, das sich wiederum in einen stielartigen Teil und die schlauchförmige Spreite gliedert.

Die Querzone.

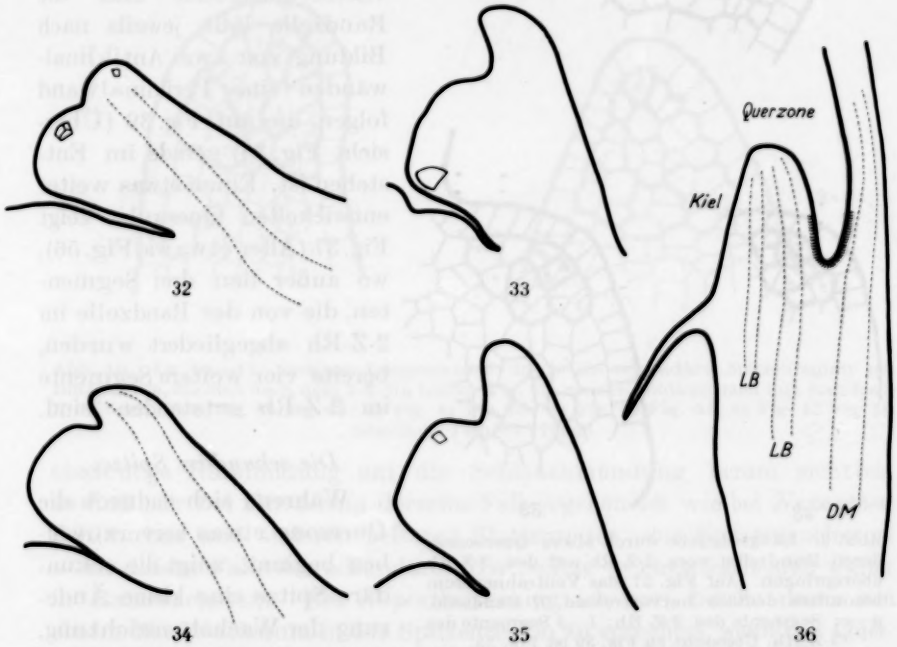
Im weiteren Verlauf des Blattwachstums haben wir uns nun mit der Entstehung des Querwulstes zu beschäftigen, was im folgenden geschehen soll. Wie wir bereits hörten, manifestiert sich der erste Beginn der Querwulstbildung am *Sarracenia*-Blatt dadurch, daß periklinale Zellteilungen in der ersten subepidermalen Schicht auf der Ventralseite direkt oberhalb der primären Spitze auftreten. Über dieser Querwulstzone teilen sich aber jeweils mehrere Zellen antiklinal; die subepidermale Zellschicht wird dadurch hier nicht verbreitert, die Zellen kommen infolge dieser Teilungen lediglich dem nun einsetzenden stärkeren Längenwachstum entgegen; wir erkennen daher unschwer, daß an dieser Stelle die „Grubenbildung" vor sich geht. Auf Fig. 23 kann man gerade die ersten Anzeichen davon verfolgen: innerhalb des Bereichs der grubenartigen Einsenkung ist die erste subepidermale Schicht fast nur durch Antiklinalwände weiter aufgeteilt worden. Dagegen wurde die Subepidermis in den der primären Initialzelle direkt benachbarten Segmenten 8 und 10 durch Periklinalteilungen bereits zweischichtig; ähnliches ist auf Fig. 24 und 27 zu beobachten. Diese periklinale Aufteilung der ersten subepidermalen Schicht ist jedoch nur das erste Anzeichen für eine allgemeine Erscheinung, die wir früher bei Bildung der Schildblätter bereits kennenzulernen Gelegenheit hatten (ROTH 1952). Indem nämlich die Periklinalteilungen in diesem Bereich weiter andauern, haben wir ein beginnendes Ventralmeristem vor uns, wie es Fig. 28 bereits erkennen läßt; durch Periklinalteilungen oberhalb der primären Spitze wurden kurze Querreihen gebildet. In der weiteren Verfolgung des Querzonenwachstums können wir jedoch die Tätigkeit des Ventralmeristems im großen und ganzen außer acht

lassen; sie wird uns erst in einem späteren Kapitel wieder beschäftigen. Nur soviel sei hier noch erwähnt, daß also auch bei *Sarracenia* die



29 30 31

Abb. 7. Längsschnitte durch die Querzone mit Randzellen, die sich nach dem 2-Z-Rh teilen. Fig. 29 mit besonders großem Randzellkomplex. Übersicht Fig. 32. Fig. 30 mit bereits 4 neu gebildeten Segmenten. Fig. 31 Alter etwa wie Fig. 33. *R* Randzelle. Fig. 29, 378mal: Fig. 30 und 31, 226mal.



32 33 34 35 36

Abb. 8. Mediane Blattlängsschnitte im Übersichtsbild. Punktierte Linien deuten den Leitbündelverlauf an. Eingerandete Stellen bestimmen die Lage der Initalzellen. Schraffierte Zone in Fig. 36 = basal-interkalare Wachstumszone. *LB* Leitbündel; *DM* Dorsalmedianus. Fig. 32—34, 85mal; Fig. 35, 24mal; Fig. 36, 20mal.

Schlauchbildung ihren Anstoß durch die Tätigkeit des Ventralmeristems erhält. Der nächste Entwicklungsschritt führt uns nun zur Bildung einer Initialzelle im Querwulst (Fig. 29 und Übersicht Fig. 32; Fig. 30

mit Übersicht Fig. 33), die ihre Tätigkeit gewöhnlich damit aufnimmt, daß sie einige Segmente nach dem Zweizellrhythmus (2-Z-Rh) abgliedert (Fig. 31). Häufig fällt die erste Randzellgruppe auch schon durch ihre ungewöhnliche Größe auf (Fig. 29). Jedoch hält diese Segmentierungsart nach dem 2-Z-Rh meist nicht lange an und es entwickelt sich daraus allmählich der 3-Z-Rh, wie dies Übergangsstufen recht anschaulich demonstrieren. Auf Fig. 38 und 39 hat die Randzelle bereits drei Segmente nach dem 2-Z-Rh abgegliedert; nun ändert sich plötzlich der Wachstumsmodus und die Randzelle läßt jeweils nach Bildung von zwei Antiklinalwänden eine Periklinalwand folgen, die auf Fig. 39 (Übersicht Fig. 35) gerade im Entstehen ist. Einen etwas weiter entwickelten Querwulst zeigt Fig. 37 (Alter etwa wie Fig. 56), wo außer den drei Segmenten, die von der Randzelle im 2-Z-Rh abgegliedert wurden, bereits vier weitere Segmente im 3-Z-Rh entstanden sind.

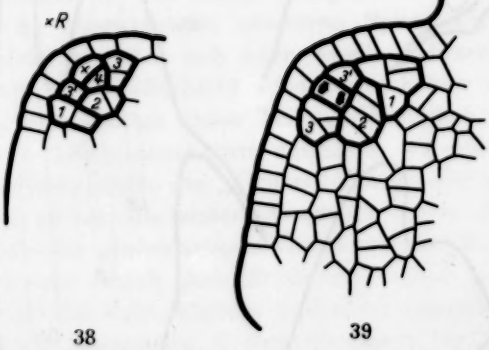


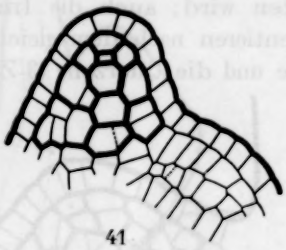
Abb. 9. Längsschnitte durch ältere Querzonen, deren Randzellen vom 2-Z-Rh auf den 3-Z-Rh überspringen. Auf Fig. 37 das Ventralmeristem besonders deutlich hervortretend. *R* Randzelle. *a—c*: Segmente des 2-Z-Rh; *1—3* Segmente des 3-Z-Rh. Übersicht zu Fig. 39 ist Fig. 35. Alle 3 Figuren 226mal.

Die sekundäre Spitze.

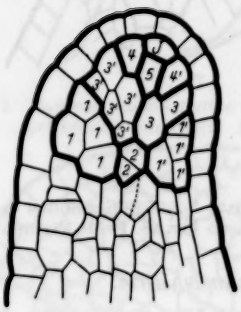
Während sich dadurch die Querzone etwas hervorzuwölben beginnt, zeigt die sekundäre Spitze eine kleine Änderung der Wachstumsrichtung, da sie sich nun ein wenig nach innen über den Querwulst zu neigen beginnt (Fig. 33 und 34). Nachdem also bereits die Initialen der primären Spitze ihrer Auflösung entgegengegangen sind, bleibt der Teilungsrhythmus der sekundär gebildeten Initialzelle erhalten, wie Fig. 40 veranschaulicht. Der Grund für die Einwärtskrümmung der sekundären Spitze ist natürlich auch hier wie bei allen Organen und Organteilen,

die hyponastische Krümmungserscheinungen aufweisen, in dem stärkeren Heranwachsen der nach außen (dorsalwärts) abgegliederten Segmente zu suchen (Fig. 41 und 42 mit Übersicht Fig. 56). Auf sämtlichen Figuren (40—42) ist der 3-Z-Rh in klarster Form ausgeprägt. Mit der Einwärtskrümmung der sekundären Spitze ist nun auch der Anfang zur eigentlichen Schlauchbildung gemacht. Wenn wir eine Blattanlage in diesem Stadium unter dem Binokular betrachten, wird bereits eine

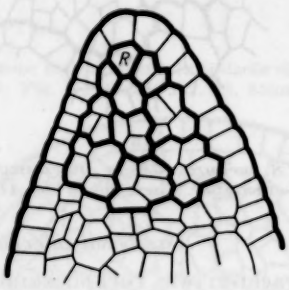
40



41



42

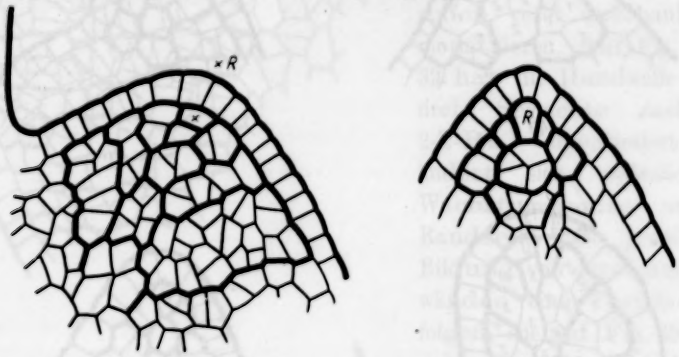


43

Abb. 10. Fig. 40—42, mediane Längsschnitte durch die sekundäre Spitzenregion mit Initialzellen, die sich nach dem 3-Z-Rh teilen. Fig. 43, rechter Schlauchrand mit Randzelle *R*. Übersicht zu Fig. 40 Fig. 46; zu Fig. 41 Fig. 55; zu Fig. 42 Fig. 56; zu Fig. 43 Fig. 58. Sämtliche Figuren 226mal.

eindeutige Randbildung um die Schlauchmündung herum sichtbar, so daß hier bei *Sarracenia* derselbe Fall gegeben ist wie bei *Nepenthes*-Schläuchen und anderen peltaten Blattspreiten: das Spitzenwachstum — in diesem Falle der sekundären Blattspitze — entwickelt sich weiter in Randwachstum. Bei *Nepenthes* schlug ich vor, bereits dann von einem Randwachstum in der Spitzenregion zu sprechen, wenn die Querzone ihr Wachstum mit Hilfe von Randzellen aufzunehmen beginnt; dieselbe Art der Definierung halte ich auch bei *Sarracenia* für zweckmäßig. Denn es sind nunmehr nicht nur einige wenige Spitzeninitialzellen vorhanden, die sich nach dem 3-Z-Rh teilen, sondern der Teilungsrhythmus hat bereits den ganzen Rand der Schlauchmündung ergriffen und wird auf die Querzone selbst übergreifen. Fig. 44 zeigt ein etwas älteres Stadium, bei dem dies bereits der Fall ist. Der 3-Z-Rh beherrscht

von nun an die gesamte Randbildung. Auch in bedeutend fortgeschritteneren Entwicklungsstufen ist das Randwachstum noch in Tätigkeit (Fig. 45 und Übersicht Fig. 48). Fertigen wir durch eine Kannenanlage, etwa in der Größe von Fig. 18, einen Querschnitt an (Fig. 58), so treffen wir ungefähr in der Mitte der Spreite die seitlichen Schlauchwände. Fig. 43 bestätigt uns die Tatsache, daß auch in diesem Alter das Randzellwachstum noch am gesamten Schlauchrand aufrechterhalten wird; auch die Initialzellen der seitlichen Schlauchwände segmentieren nach dem gleichen Teilungsrhythmus wie die sekundäre Spitze und die Querzone (3-Z-Rh auf Fig. 43).



44 45

Abb. 11. *S. purpurea:* ältere Querzonen im Längsschnitt; 3-Z-Teilungsmodus der Randzellen gut erkennbar. Übersicht zu Fig. 44 Fig. 47; zu Fig. 45 Fig. 48. Beide Figuren 226mal.

Das basal-interkalare Schlauchwachstum.

Betrachten wir rückblickend noch einmal Fig. 18 und 20, so fällt uns daran sofort die langgestreckte, schmale Schlauchmündung auf; es besteht also ein erheblicher Längenunterschied zwischen der ursprünglichen Sekundärspitze, die sich ja später noch zu einer Art Deckel oder Helm umbildet und dadurch (wie bei *Nepenthes*) ihre „Individualität" manifestiert, und der bedeutend kürzer entwickelten Querzonenbildung. Es kann daher nicht überraschen, wenn wir feststellen, daß das Randwachstum — im Gegensatz zu *Nepenthes* — gerade in der Querzone am frühesten erlischt, während andere Randpartien (insonderheit die sekundäre Spitze) noch längere Zeit Randwachstum aufweisen. Hat die adaxiale Schlauchwand eine Größe erreicht, wie etwa auf Fig. 36, so findet überhaupt kein Randwachstum mehr statt (Fig. 50). Dies hängt wahrscheinlich nicht zuletzt mit der starken Verbreiterung der Querzone in der Medianebene zusammen. Vereinzelt können wohl noch vorwiegend Periklinalteilungen am Gipfel des Schlauchauswuchses festgestellt werden. Im großen und ganzen aber springt die Wachstumszone auf die Basis der adaxialen Kannenwand über; es setzt dort nämlich ein intensives basal-interkalares Längenwachstum ein, welches sich

durch gehäufte Querteilung, das ist Antiklinalteilung der Zellen in diesem Bereich offenbart. Vergleichen wir die Spitzenregion des adaxialen Schlauchauswuchses (Fig. 51) mit der Basis (Fig. 52), so fallen die vielen neu eingezogenen Antiklinalwände in der Basalzone sofort auf: fast

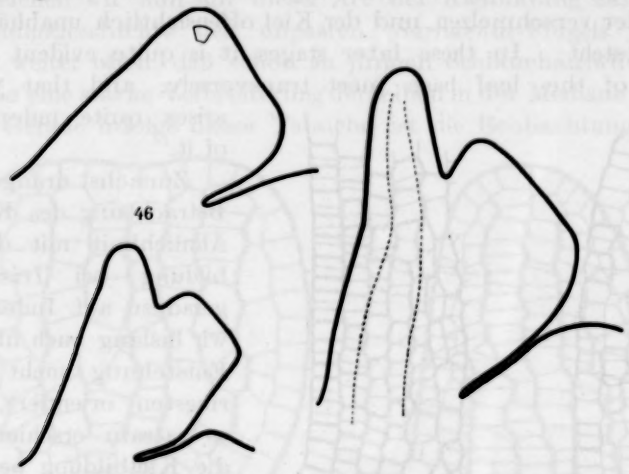


Abb. 12. Mediane Längsschnitte durch verschiedene Blattanlagen. Initialzelle eingerandet; Leitbündel punktiert. Fig. 46, 142mal; Fig. 47, 40mal; Fig. 48, 85mal.

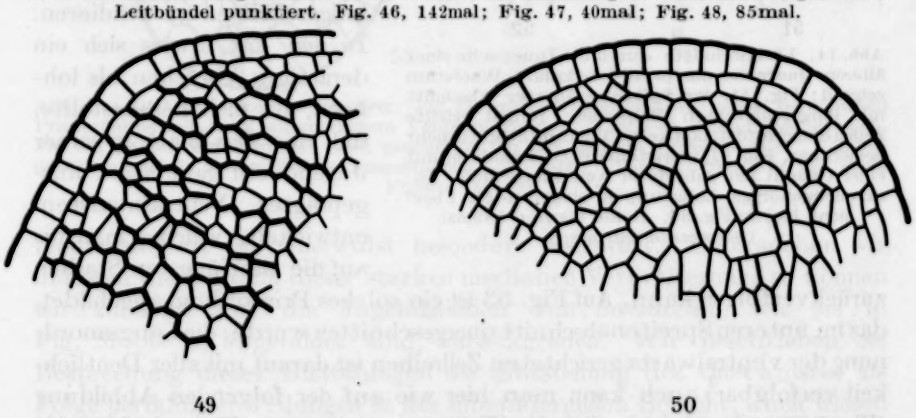


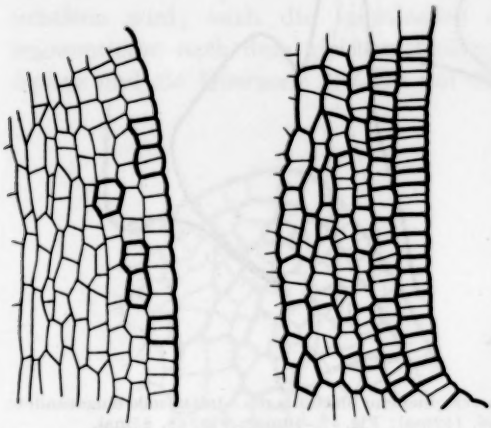
Abb. 13. Längsschnitte durch die obere Region der adaxialen Schlauchwand: Fig. 49, mit Ventralmeristem, das sich in schräg gestellten Zellreihen offenbart. In Fig. 50 ist das Randwachstum bereits eingestellt. Übersicht zu Fig. 49 Fig. 36; Fig. 50 etwas jüngeres Stadium. Beide Figuren 226mal.

jede Zelle — vornehmlich der peripheren Schichten — hat mindestens eine Querteilung, wenn nicht mehrere durchgemacht; wir treffen daher in dieser Zone je Längeneinheit weit mehr Zellen an als in der Spitzenregion der Querzone; es finden sich an der Basis rund ein Drittel mehr Zellen als weiter oben.

Der Kiel.

Über Bedeutung und Zustandekommen des Kieles finden wir in der Literatur kaum eine Notiz, wie ja überhaupt die Betrachtung der

Entwicklungsgeschichte des *Sarracenia*-Blattes zugunsten der *Nepenthes*-Ascidien von jeher zurückgestellt wurde. Lediglich bei LLOYD (1942, S. 32) begegnet uns neuerdings eine Bemerkung über die Ausbildung des Kieles, wonach die Ränder des Unterblattes auf der Ventralseite miteinander verschmelzen und der Kiel offensichtlich unabhängig von ihnen entsteht: „In these later stages it is quite evident that the margins of the leaf base meet transversely, and that the wing arises quite independently of it."



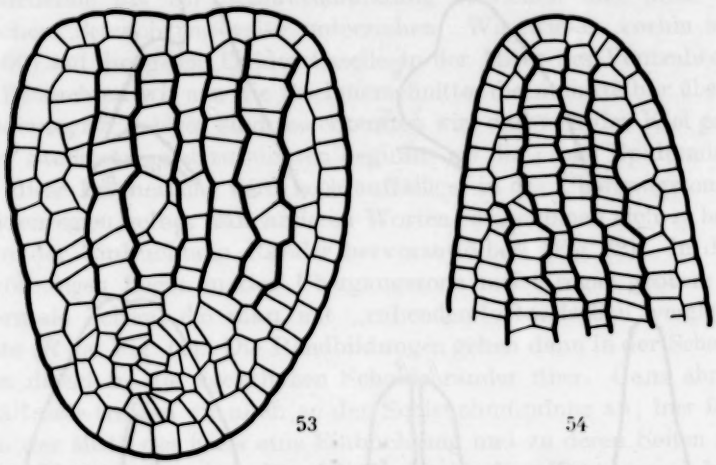
51 52

Abb. 14. Längsschnitte durch die Innenseite einer älteren Querzone, das basal-interkalare Wachstum zeigend: Fig. 51, der Spitze genäherter Abschnitt mit längsgestreckten Zellreihen; jüngst geteilte Zellen eingerandet; fast keine Teilungstätigkeit mehr bemerkbar. Fig. 52, meristematische Basalzone mit einer Unzahl neu gebildeter Antiklinalwände. Zusammengehörige Zellgruppen eingerandet. Übersicht hierzu Fig. 36. Beide Figuren 189mal (*Sarracenia purpurea*).

Zunächst drängt sich bei Betrachtung des Kieles die Ähnlichkeit mit der Kielbildung bei *Iris*-Blättern geradezu auf. Indessen sind wir bislang auch über deren Entstehung nicht im geringsten orientiert, so daß es ratsam erschien, zuerst die Kielbildung bei *Iris* in ihren einzelnen Entwicklungsschritten zu studieren. In der Tat erwies sich ein derartiges Vorgehen als lohnend, da sich herausstellte, daß das *Iris*-Blatt in seiner Jugend ein ganz stark ausgeprägtes Ventralmeristem entwickelt, welches man bis auf die allerjüngsten Stadien zurückverfolgen kann. Auf Fig. 53 ist ein solches Primordium abgebildet, das im unteren Spreitenabschnitt quergeschnitten wurde; die Längsanordnung der ventralwärts gerichteten Zellreihen ist darauf mit aller Deutlichkeit verfolgbar; auch kann man hier wie auf der folgenden Abbildung (Fig. 54) wahrnehmen, daß die Teilungstätigkeit des Ventralmeristems nicht nur auf die erste subepidermale Schicht beschränkt bleibt, sondern die Einziehung von Querwänden auch in den daruntergelegenen Schichten mit ziemlicher Intensität erfolgt. Dieses Ventralmeristem, das den gesamten Kiel von *Iris* aufbaut und das sich in der geradezu klassischen Anordnung der Zellreihen manifestiert, bleibt hier bei *Iris* bemerkenswert lange in Tätigkeit. Ein älteres Stadium ist auf Fig. 54 (Übersicht Fig. 57) abgebildet; man trifft hier im ganzen Bereich des Kieles überhaupt nur Querteilungen der Zellen an, abgesehen von den Orten, wo sich die Leitbündelbildung vorbereitet. Diese wenigen (5—6) Längsreihen sind auch an noch älteren Blattanlagen im Kiel deutlich

zu verfolgen, bis sich dieser weiterhin immer mehr verschmälert und zuspitzt, so daß nur noch 3, 2 und zuletzt eine einzige subepidermale Zellreihe erhalten bleibt.

Vergleichen wir nun mit dieser Art der Kielbildung zunächst die Entwicklungsgeschichte des unpaaren *Sarracenia*-Flügels. Wir erwähnten weiter oben, daß schon an jungen Schlauchauswüchsen von *Sarracenia* eine starke Verbreiterung derselben in der Mediane nachweisbar ist. Gerade infolge dieser Tatsache ist die Beobachtung der Seg-

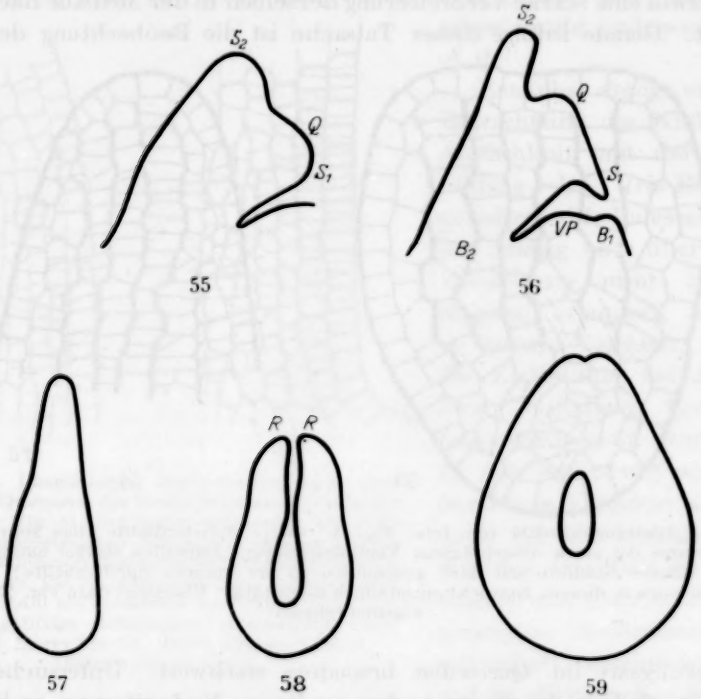


53 54

Abb. 15. Blattquerschnitte von *Iris*: Fig. 53, untere Spreitenhälfte eines sehr jungen Primordiums mit stark ausgeprägtem Ventralmeristem. Zellreihen stärker nachgezogen. Fig. 54, älteres Stadium mit Kiel, geschnitten in der unteren Spreitenhälfte; Ventralmeristem auch in diesem Entwicklungsstadium noch tätig. Übersicht dazu Fig. 57. Beide Figuren 189mal.

mentierungsart im Querwulst besonders erschwert. Untersuchen wir indessen die Ursache dieser starken medianen Verbreiterung, so können wir zunächst auf die Jugendstadien von *Sarracenia*, wie sie in Fig. 26 bis 28 abgebildet sind, zurückgreifen. Wir beschrieben bei Besprechung dieser Blattanlagen die Entstehung des Querwulstes als Folge periklinaler Teilungen in der subepidermalen Schicht; auch wiesen wir bereits auf die spätere Tätigkeit des Ventralmeristems in dieser Zone hin. Während aber das Wachstum des Ventralmeristems, wie beispielsweise bei *Nepenthes*, häufig früh zum Verlöschen kommt und dort höchstenfalls noch eine ventrale Abrundung der Blattabschnitte bewirkt, setzt es bei *Sarracenia* seine intensive Teilungstätigkeit noch lange Zeit fort. Auf Längsschnitten durch fortgeschrittenere Blattstadien von *Sarracenia* können wir daher zunächst die deutliche Reihenanordnung von Zellen auf der Ventralseite feststellen, ähnlich wie wir dies bei anderen Schild- und Schlauchblättern erkannten (Fig. 37). Auch an weiter entwickelten Blattanlagen bleibt die Reihenanordnung der Zellen erhalten, deren Schräglage an älteren Stadien besonders deutlich

wird (Fig. 49). Weitaus klarer präsentieren sich aber die Verhältnisse, wenn wir wie bei *Iris* Querschnitte durch die Kielanlage herstellen. Ein solcher ist auf Fig. 60 abgebildet; er wurde etwa in Höhe des oberen Schlauchendes geführt. Zweifellos beobachten wir bei *Sarracenia* genau dieselbe Erscheinung wie im *Iris*-Kiel; auch hier ist eine Reihenanordnung der Zellen bis zu den Bildungsorten der Leitbündel tadellos zu



55 56 57 58 59

Abb. 16. Übersichtsbilder: Fig. 55 und 56, mediane Längsschnitte durch verschieden alte *Sarracenia*-Blattanlagen. Fig. 57, Querschnitt durch *Iris*-Spreite mit Kiel. Fig. 58, Querschnitt durch die oberste Schlauchregion oberhalb der Querzone von *Sarracenia*. Fig. 59, Querschnitt durch die Region der Schlauchmündung von *Sarracenia*. *Q* Querzone; *R* Blattrand. Fig. 55, 113mal; Fig. 56 und 59, 54mal; Fig. 57 und 58, 27mal.

verfolgen. Beachtenswert ist unter anderem eine Epidermiszelle in der Mitte der Ventralseite, die durch ihre Größe auffällig hervortritt und auf der Abbildung mit einem Sternchen gekennzeichnet wurde; ihre besondere Bedeutung wird etwas weiter unten zu erörtern sein. Ganz dieselben Bilder erhalten wir auch bei jüngeren und älteren Kielbildungen: überall ist die Reihenanordnung der Zellen des Ventralmeristems im Kiel erkennbar.

Zunächst erscheint es außerordentlich überraschend, daß die Kielanlage von *Sarracenia* eine Bildung des Ventralmeristems ist, da man sie eher noch mit einer „sekundären Randbildung" in Zusammenhang zu bringen geneigt wäre und zumal sich infolge dieser Tatsache größte

Schwierigkeiten in der Deutungsweise der beiden Kiele oder Flügel der nahe verwandten *Heliamphora* ergeben. Ist der Kiel von *Sarracenia* tatsächlich eine Bildung des Ventralmeristems, wie kann man damit die beiden Flügel von *Heliamphora* in Zusammenhang bringen, wenn man berechtigterweise nicht annehmen will, daß diese beiden Sarraceniaceen-Gattungen eine sehr verschiedene Art der Kielbildung aufweisen? Unsere Schwierigkeiten können jedoch dadurch überbrückt werden, daß wir Serienschnitte durch den Kiel von *Sarracenia* vom Scheidenende bis zur Schlauchmündung herstellen und diese einer kritischen Betrachtungsweise unterziehen. Wir wiesen vorhin schon (Fig. 60) auf die große Epidermiszelle in der Mitte des Ventralwulstes hin. Betrachten wir nun die Stielquerschnitte, die unmittelbar über der Scheidenregion gelegen sind, so erkennen wir, daß sich der Kiel gerade an *der* Stelle etwas einzubuchten beginnt, wo die große Epidermiszelle liegt; diese Erscheinung wird noch auffälliger in der Übergangszone zur Scheidenregion selbst. Mit anderen Worten: es beginnen sich zu beiden Seiten der Einbuchtung Ränder hervorzuwölben (Fig. 62). In diesen Vorwölbungen liegen in der Übergangszone meist sogar größere subepidermale Zellen, die man mit „ruhenden" Randzellen vergleichen könnte (*R* der Fig. 62). Die Randbildungen gehen dann in der Scheidenregion direkt in die eigentlichen Scheidenränder über. Ganz ähnliche Verhältnisse treffen wir auch an der Schlauchmündung an; hier finden wir in der Mitte des Kiels eine Einbuchtung und zu deren Seiten randartige Hervorwölbungen, die sich direkt in den Kannenrand hinauf verlängern (Fig. 61 und Übersicht Fig. 59). Durch diese Tatsache erklärt sich nun auch die Beobachtung Lloyds (1942, S. 32), daß der Kiel bei gewissen *Sarracenia*-Arten an der Schlauchmündung in geringem Maße doppelt ausgebildet sei. Wie ist es aber möglich, daß an den Übergangsstellen Randbildungen auftreten, die doch rein entwicklungsgeschichtlich-morphologisch gesehen nichts mit den eigentlichen Blatträndern zu tun haben können? Was nämlich den Scheidenrand anlangt, so stellt er eine in sich einheitliche Bildung dar, da er ja mit dem ursprünglichen Blattrand des kapuzenförmigen Primordiums identisch ist; kann doch sein oberes Ende der primären Spitze des Blattes gleichgesetzt werden.

Um noch einmal darauf zurückzukommen: wir haben also schon hier am Primordium den Fall verwirklicht, daß Spitzenwachstum in Randwachstum übergeht. Der gesamte Primordialrand wächst ja gleichzeitig und im selben Rhythmus mit der eigentlichen Blattspitze, also durch die Tätigkeit zweischneidiger subepidermaler Initialzellen. Die Spitze unterscheidet sich nämlich zu dieser Zeit von den Rändern nur dadurch, daß sie am Primordium die höchste Hervorragung darstellt. Eine scharfe Grenze läßt sich aber hier schon nicht mehr ziehen, wie wir dieses Ineinanderlaufen von Spitzen- und Randwachstum überhaupt bei allen kapuzenförmig gestalteten Primordien von Monokotylen, so etwa bei *Iris*, *Allium cepa* u. a. finden.

Was für die Scheidenränder gilt, trifft ohne Einschränkung auch auf die Ränder der adaxialen Schlauchmündung zu; sie entstanden ja rein

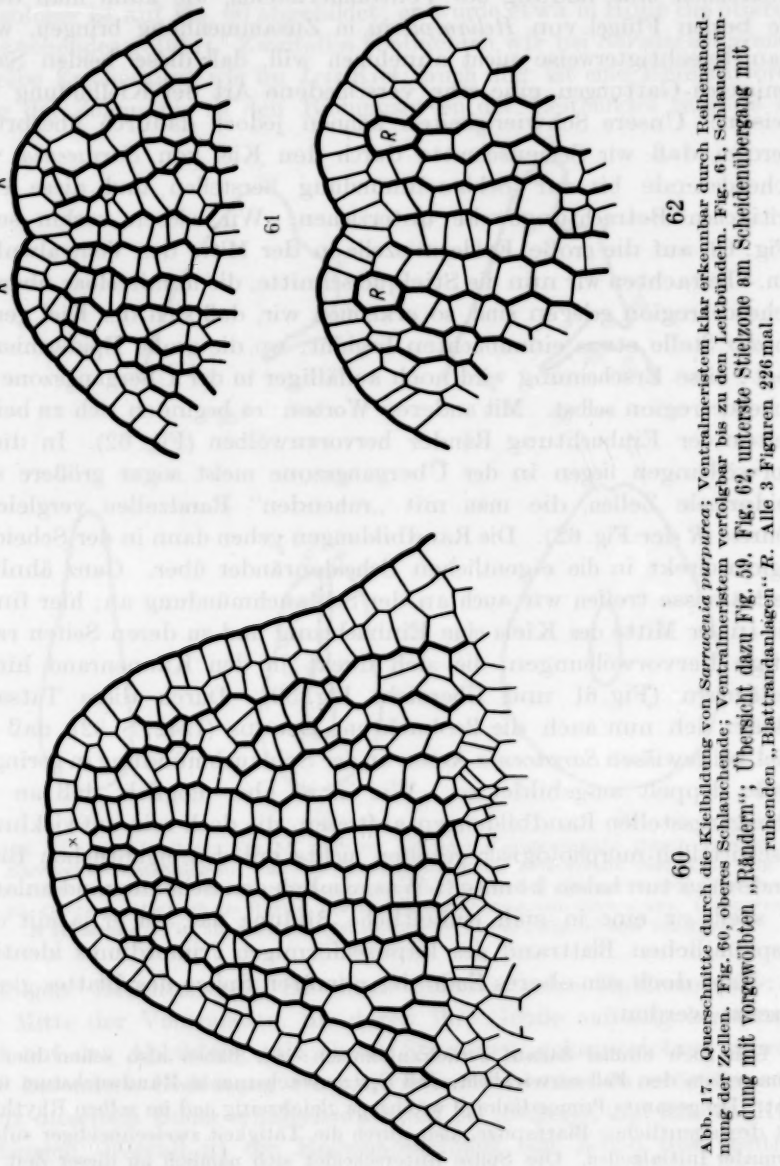


Abb. 17. Querschnitte durch die Kielbildung von *Sarracenia purpurea*; Ventralmeristem klar erkennbar durch Reihenanordnung der Zellen. Fig. 60, oberes Schlauchende; Ventralmeristem verfolgbar bis zu den Leitbündeln. Fig. 61, Schlauchmündung mit vorgewölbten „Rändern"; Übersicht dazu Fig. 59. Fig. 62, unterste Stielzone am Scheidenübergang mit ruhenden „Blattrandanlagen" *R*. Alle 3 Figuren 226mal.

entwicklungsgeschichtlich gesehen aus der Querzone, die sich als einheitliche Bildung über die Ventralseite erstreckte. Es ist also unmöglich, sie mit eventuellen Randbildungen am Kiel in Zusammenhang zu bringen. Der Sachverhalt ist demnach nur so zu erklären, daß wir in

den Übergangszonen des Kiels eine von mir so genannte „sekundäre Randbildung" vorfinden, ähnlich wie ich sie für *Nepenthes* bereits beschrieben habe (Roth 1953), wo ebenfalls — ungeachtet der Bifazialität des Blattes — Randbildungen, die ursprünglich nicht im Grundbauplan des Primordiums vorhergesehen bzw. nicht vorhanden waren, sekundär (d. h. nachträglich) eingezogen werden. Wir können uns diesen Vorgang etwa so vorstellen, daß eine *Induktion* des Randwachstums von den ursprünglichen Blatträndern ausgeht und sich auf Organteile, die noch im Wachstum begriffen sind, überträgt.

Diese Überlegungen werden sich im folgenden vor allem für die Deutung der doppelten Kielanlage von *Heliamphora* als wichtig erweisen. Bei *Heliamphora* ist wie bei *Sarracenia* ein ventraler Kiel vorhanden, der sich nach außen hin — wenn wir so wollen — „spaltet". Dabei gehen die beiden „Ränder" des Kieles unten in die Scheidenränder und nach oben hin in die Ränder der Schlauchmündung direkt über. Nach Kenntnis der Verhältnisse bei *Sarracenia* ist es nun weiter nicht mehr schwierig, diese doppelte Randbildung am Kiel von *Heliamphora* einer Erklärung zuzuführen. Wir brauchen uns nur vorzustellen, daß sich die an den Übergangszonen des Kieles vorhandenen Vorwölbungen von *Sarracenia* über die gesamte Kielanlage von *Heliamphora* erstrecken und die „ruhenden" Randzellen der Fig. 62 ihr Randzellwachstum aufnähmen, so erhalten wir einen Kiel, auf dem zwei nebeneinanderlaufende Flügel ausgebildet sind, die sich direkt in die Scheiden- bzw. Spreitenränder hinein fortzusetzen scheinen. Dieses Beispiel erhärtet wieder einmal die Tatsache, wie wichtig sich histogenetisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen für die vergleichend-morphologische Methode erweisen. Erwähnenswert scheint mir noch folgende Tatsache, daß auch innerhalb der Gattung *Sarracenia* „zweikielige" Arten vorzukommen scheinen, so *S.* „*laciniata*", wie ich aus der diesbezüglichen Abbildung bei Kerner schließen zu dürfen glaube (Kerner 1913, S. 311, Fig. 3 und Wettstein 1935, S. 714, Abb. 470/3). Diese Feststellung legt die enge Verwandtschaft der beiden Gattungen *Sarracenia* und *Heliamphora* noch näher und läßt kaum mehr Zweifel darüber, daß die „doppelte Kielbildung" bei *Heliamphora* auf die oben geschilderte Art verläuft. Merkwürdigerweise wurde bisher noch nie in der Literatur auf diese Übereinstimmung im Blattbau von *Sarracenia* „*laciniata*" und *Heliamphora*, die doch so auffallend ist, hingewiesen. Durch die histogenetische Methode konnte also ein Problem, das morphologischerseits schon lange umstritten war, auf relativ einfache Weise gelöst werden. Sekundäre Randbildung durch induziertes Wachstum hervorgerufen ist sicher häufiger bei wachsenden Blattorganen realisiert als man annehmen möchte. Ein Vergleich der beiden Flügel von *Heliamphora* mit „Nebenblättern", wie ihn Macfarlane vornahm, ist jedenfalls von vornherein völlig unmöglich und die Erwähnung dieser Theorie,

die in ENGLER-PRANTL (1936) noch zur Diskussion kommt, sicher überflüssig. Man kann deshalb auch bezüglich der einfachen Kielbildung von *Sarracenia* und *Darlingtonia* nicht mit MACFARLANE behaupten, daß hier die beiden Flügel von *Heliamphora* in einen einheitlichen Randsaum zusammengezogen seien („bilamellae ventrales in alam mediam conjunctae"); denn der einheitliche Kiel von *Sarracenia* (und wahrscheinlich auch derjenige von *Darlingtonia*) hat, wie wir sahen, eine gänzlich andersartige Herkunft; wir weisen auf diese Ergebnisse in Anbetracht der Zitate bei ENGLER-PRANTL (1936) ausdrücklich noch einmal hin.

Die Kielbildung von *Sarracenia* ist aber auch noch in anderer Hinsicht interessant. Entsteht doch das gesamte Oberblatt von *Sarracenia* wie bei *Iris*, *Podophyllum* oder *Allium cepa* durch eine sekundäre Spitzenbildung als mehr oder weniger zylindrischer Abschnitt des Blattes und wurde infolge dieser Tatsache von TROLL als „unifaziales Oberblatt" angesprochen. Die rege Tätigkeit des Ventralmeristems in der gesamten Kielanlage verrät uns aber in diesem Falle wieder, daß wir es bei *Sarracenia* trotz Schlauchbildung mit einem durchwegs *bifazialen* Blatt zu tun haben. Bereits bei *Allium cepa* konnte ich das Vorhandensein eines Ventralmeristems im Spreitenteil nachweisen (ROTH 1949, S. 328 — Abb. 19); dasselbe gilt auch für *Iris*, deren Kielbildung wir in diesem Rahmen (s. oben) besprochen haben; für *Nepenthes* zogen wir außer der Anwesenheit des Ventralmeristems auch die Ausbildung der Flügelleisten auf der adaxialen Schlauchwand als Beweis für die Bifazialität des Oberblattes heran. Nun begegnet uns bei *Sarracenia* wieder ein ausgeprägtes Ventralmeristem als Indizium für die Bifazialität des schlauchförmig ausgebildeten Oberblattes, so wie wir es schon früher bei Schildblättern gefunden hatten (ROTH 1952).

Vergleich des Sarracenia-Blattes mit den Blattformen von Iris, Podophyllum und Nepenthes.

Den bisherigen Ergebnissen zufolge ist im Schlauchblatt von *Sarracenia* eine wesentlich andersartige Bildung zu erblicken als in demjenigen von *Nepenthes*, da beider Entwicklungsgeschichte grundsätzlich verschieden verläuft. Wenn *Nepenthes* zunächst den Entwicklungsgang normal gestalteter Laubblätter einschlägt und insoferne ohne weiteres mit der Mehrzahl der Schildblätter des Normaltypus vergleichbar ist (wenigstens was den allgemeinen Grundbauplan anlangt), so stellt *Sarracenia* infolge der Bildung eines zweiten Blattvegetationspunktes, aus dem sich die eigentliche Schlauchspreite entwickelt, einen dieser nicht vergleichbaren Schlauchblatt-Typus dar. Was also die Entstehung des sekundären Blattscheitels anlangt, so ist *Sarracenia* tatsächlich dem *Iris*-Blatte vergleichbar. Diese Ähnlichkeit bezieht sich also nicht nur auf die rein äußere Erscheinungsform, wie Abflachung

des Blattes in der Mediane, Kielbildung und vermeintliche „Unifazialität", sondern ist — entgegen der Ansicht LLOYDS (1942) — vor allem auf die frühesten Jugendstadien anzuwenden. Beider Blattanlagen, sowohl von *Sarracenia* wie von *Iris*, zeigen in den ersten Entwicklungsstadien eine deutlich ausgeprägte Hyponastie über den Vegetationspunkt, welche die erste Voraussetzung für „Übergipfelung" bildet. Die Spitzen beider Primordien wachsen in der Folge mit zweischneidigen subepidermalen Initialzellen, wobei das dorsale Segment jeweils stärker heranwächst als das ventrale (ROTH 1949). Dabei gehen Spitzen- und Randwachstum an den Primordien ineinander über; es ist ja nicht nur *eine* Spitzenzelle vorhanden, auch nicht nur einige wenige auf die Spitze beschränkte, sondern die zweischneidigen subepidermalen Initialen laufen um den gesamten Primordialrand herum. Damit herrschen hier also dieselben Verhältnisse wie bei mehr oder weniger stengelumfassenden Monokotylenprimordien des Kapuzentyps; wie ja überhaupt die Beziehungen zwischen Spitzen- und Randwachstum im allgemeinen mit der Breitenausdehnung und Gesamtgestaltung der Primordien direkt in Zusammenhang stehen. Gleichartig verläuft auch die sekundäre Spitzenbildung bei *Sarracenia*- und *Iris*-Blattanlagen; es bildet sich bei beiden auf der Dorsalseite des jungen Blattes eine zweite Spitze, die infolge rascheren und ausgiebigeren Wachstums die erste bald übergipfelt. Auf die ähnlichen Entwicklungstendenzen bei der Kielbildung, die ihr Entstehen der Tätigkeit des Ventralmeristems verdankt, konnten wir bereits nachdrücklich hinweisen (s. oben).

Weitaus geeigneter erscheint mir jedoch ein Vergleich der Blattentwicklung von *Sarracenia*- und *Podophyllum*-Primordien. Verhalten sich doch die ersten Blattentwicklungsstadien der letzteren genau so wie die von *Sarracenia* und *Iris* (ROTH 1952). Auch die primäre Spitze von *Podophyllum* besitzt an ihrem Scheitel eine Reihe zweischneidiger subepidermaler Initialen, die jedoch bald ihr Wachstum einstellen und durch eine sekundäre Spitzenbildung auf der Dorsalseite der Blattanlage abgelöst werden. Der sekundäre Scheitel von *Podophyllum* bestreitet wie bei *Sarracenia* sein Wachstum mit Hilfe von Peri-Antiklinalteilungen nach dem 3-Z-Rh (s. auch ROTH 1952, Abb. 13 bis 16). Die Weiterentwicklung der sekundären Spitze verläuft nun in der Folge bei *Podophyllum* und *Sarracenia* in gleicher Weise. Erst bildet sich bei *Podophyllum* oberhalb der primären Spitze ein Ventralmeristem heraus, das auch hier als Kennzeichen der Bifazialität des Oberblattes zu gelten hat. Aus diesem (in Teilung begriffenen) Bereich werden sodann — der primären Spitze genähert — Initialzellen herausgeschnitten, die zunächst nach dem 2-Z-Rh, später nach dem 3-Z-Rh tätig sind. Nur weist die Querzone bei *Podophyllum* von vornherein eine andere Orientierung auf als bei *Sarracenia*; während sie bei *Podophyllum* zunächst etwa waagrecht angeordnet ist, beginnt sie sich

— entsprechend der späteren schirmförmigen Knospenlage — bald nach unten einzuschlagen. Bei *Sarracenia* dagegen wächst die Querzone sehr früh nach oben, was durch die besondere Lage der Randzellen bzw. deren Segmentbildung bedingt wird. Bei *Sarracenia* kommt nämlich die Aufwärtskrümmung des ventralen Schlauchauswuchses hauptsächlich dadurch zustande, daß die subepidermalen Initialen basalwärts größere Segmente abscheiden als apikalwärts; d. h., daß eben diese zunächst der Basis zugewandten Segmente stärker heranwachsen und sich infolgedessen später aus einer größeren Zahl von Zellen zusammensetzen (Fig. 44). Die Lage und Stellung des Ventralmeristems spielt in diesem Falle keine so bedeutende Rolle wie bei *Nepenthes*; doch ist auch bei *Sarracenia* eine leichte Schrägstellung der Zellreihen in späteren Stadien zu erkennen (Fig. 49). Außerdem werden bei der Zellteilung der Querzonenrandzellen etwas schräg stehende Seiten-(Antiklinal)wände eingezogen (Fig. 37 und 44), die einen spitzen Winkel mit der Längsachse des Blattes bilden, so daß daraus die Schräglage der Initialzellen resultiert. Auch das Scheidenende, die ehemalige primäre Spitze, zeigt späterhin noch ein allerdings kürzer andauerndes Randwachstum, das sich in der üblichen Reihenfolge der Teilungsrhythmen vollzieht; nur wird es bei *Sarracenia* früher sistiert, so daß die Bildung einer Ligula, wie sie bei *Podophyllum* verwirklicht ist, unterbleibt. Somit ergeben sich bezüglich der Entwicklungsgeschichte und des morphologischen Baues vollkommene Parallelen zwischen *Sarracenia*- und *Podophyllum*-Blättern. Aus dem primären Vegetationspunkt entwickelt sich bei beiden das Unterblatt, dessen Spitze naturgemäß mit den Scheidenrändern identisch ist; das gesamte Oberblatt aber stellt eine sekundäre Bildung dar, die sich bei *Podophyllum* wie *Sarracenia* in Stiel und Spreite gliedert. Infolge des Auftretens der Querzone auf der Ventralseite entstehen aber in beiden Fällen keine einfachen, sondern peltate Spreiten und zwar — worin der Hauptunterschied besteht — bei *Podophyllum* ein regelrechtes Schildblatt, bedingt durch den besonderen Wachstumsmodus der Querzone; bei *Sarracenia* dagegen entsteht durch Aufrichtung der Querzone ein echtes Schlauchblatt. Während sich ferner bei *Podophyllum* die sekundäre Spitze in einer Endfieder manifestiert, bildet sich diese selbe Spitze bei *Sarracenia* in einen vom Schlauch deutlich abgesetzten Deckel um. In *Sarracenia* haben wir somit die einzige bisher bekannte Pflanze vor uns, deren Schlauchblätter durch sog. „Übergipfelung" entstehen. Da die *Sarraceniaceen* — nach Meinung mancher Autoren — den *Berberidaceen* verwandtschaftlich etwas nahestehen, lassen sich diese Beziehungen jetzt auch noch auf die Entwicklungsgeschichte ausdehnen und dadurch vertiefen. Somit wäre also das Blatt von *Podophyllum* hinsichtlich seiner Entwicklungsart und äußeren Erscheinungsform demjenigen von *Sarracenia* am ehesten vergleichbar.

Ein näherer Vergleich zwischen den Schlauchblättern von *Sarracenia* und *Nepenthes* dagegen wird vor allem die großen Unterschiede deutlich werden lassen, die sich in der Entwicklungsgeschichte beider Ascidien ergeben. Wollten wir zunächst eine Homologisierung der einzelnen Blattabschnitte beider Gattungen auf entwicklungsgeschichtlicher Basis durchführen, so müßten wir als erstes hervorheben, daß die Blattscheide von *Sarracenia* dem Gesamtblatt von *Nepenthes* gleichzusetzen wäre, während wir das kleine Spitzchen hinter dem Deckel von *Nepenthes* morphologisch gesehen mit dem gesamten schlauchförmig gestalteten Oberblatt von *Sarracenia* identifizieren müßten. Stellen doch beide Blattabschnitte Neubildungen am Primordium dar und entstehen gleichermaßen aus dem sekundären Blattvegetationspunkt. Man könnte in diesem Zusammenhang auch noch darauf hinweisen, daß bei den ebenfalls einander verwandtschaftlich nahestehenden *Sarraceniaceen* und *Nepenthaceen* eine ähnliche Tendenz zur „Übergipfelung" vorhanden ist. Diese Übergipfelung findet allerdings bei *Sarracenia* in einem sehr frühen Stadium statt, so daß daraus noch das gesamte Oberblatt aufgebaut werden kann; bei *Nepenthes* aber ist die sekundäre Spitze eine relativ späte Bildung am Blatt und kann sich infolgedessen nur mehr zu einem kleinen Anhangsorgan hinter dem Deckel entwickeln. Es wächst also bei *Nepenthes* nicht auf der abaxialen Seite des Unterblattes hervor, wie Troll vermutet hatte, sondern gerade bei *Sarracenia* sitzt der Schlauch auf der Dorsalseite des scheidigen Blatteiles an. Auch im anatomischen Bau des Stieles begegnen wir gewissen Ähnlichkeiten zwischen *Sarracenia*- und *Nepenthes*-Blättern, indem dieser in beiden Fällen „Pseudounifazialität" aufweist, da kreisförmige Bündelanordnung bereits im Unterblatt anzutreffen ist.

Aber abgesehen von dieser anatomischen Übereinstimmung finden sich hauptsächlich Gegensätzlichkeiten in der Entwicklungsgeschichte von *Sarracenia*- und *Nepenthes*-Blättern. Zunächst sind Kielbildung von *Sarracenia* und Flügelung von *Nepenthes* nicht einander gleichzusetzen; erstere stellt — worauf wir früher hinwiesen — eine reine Bildung des Ventralmeristems dar, während wir in den Flügeln des *Nepenthes*-Blattes die ursprünglichen Primordialränder zu erblicken haben. Im Kiel von *Sarracenia* erkennen wir daher nur die Tätigkeit des Meristems in Form von langgestreckten Zellreihen, die aus einer subepidermalen Schicht durch Periklinalteilungen hervorgegangen sind; in den Flügeln von *Nepenthes* aber ist ein echtes Randzellwachstum tätig, das sich in den üblichen Wachstumsschritten abwickelt. Eine Identifizierung der Kielbildung von *Sarracenia* mit der Flügelung von *Nepenthes*, die Goebel noch als „Emergenzleisten" ansprach (1923, S. 1382), ist hiernach ausgeschlossen. Sowohl bei *Nepenthes* wie bei *Sarracenia* geht der Bildung des ventralen Schlauchauswuchses zunächst die Tätigkeit des Ventralmeristems voraus; nur daß sich dieses

bei *Sarracenia* in seiner ganzen Intensität auf eine längere Zone erstreckt, wogegen es bei *Nepenthes* in seiner stärksten Entfaltung nur auf einen kürzeren Blattabschnitt beschränkt bleibt. Die Weiterentwicklung des eigentlichen Schlauchauswuchses besorgt dagegen ein ausgeprägtes Randzellwachstum, dessen Hauptwachstumsweise bei beiden Entwicklungstypen der 3-Z-Rh darstellt und das sich somit auf die gesamte Schlauchmündung ausdehnt. Dieses Randwachstum bleibt in der ventralen Schlauchwand von *Nepenthes* am längsten erhalten, länger jedenfalls als im Deckel, was mit der Ausbildung des doppelten Kragens in Zusammenhang steht. Indessen wird das Wachstum der Querzone bei *Sarracenia* relativ früh zum Stillstand gebracht, entsprechend der geringen Beteiligung an der Längenausdehnung des Schlauchrandes. Somit herrschen bezüglich der Wachstumsdauer in der Querzone bei *Sarracenia* gerade die umgekehrten Verhältnisse wie bei *Nepenthes*. Entgegen der Meinung der Autoren (GOEBEL, TROLL, LLOYD) ist zwar sowohl im Deckel von *Nepenthes* wie auch von *Sarracenia* die Spitze des Blattes zu erblicken; dennoch sind beide Bildungen einander nicht homolog zu setzen. Der Deckel von *Nepenthes*, bisher von den Autoren für eine „ventrale Wucherung" bzw. „Ligula", „Querfieder" u. ä. erklärt, stellt tatsächlich die wahre primäre Spitze des gesamten Blattes dar; die Deckelbildung von *Sarracenia* aber, die man bis heute als die eindeutige primäre Spitze des Blattes betrachtet wissen wollte, verkörpert in Wahrheit die sekundäre Spitze des Blattes und ist deshalb als Neubildung mit der primären Spitze von *Nepenthes* nicht identisch. Damit wären die grundlegenden Verschiedenheiten zwischen den Schlauchblättern von *Nepenthes* und *Sarracenia* im einzelnen aufgedeckt, und der Vergleich beweist mit aller Deutlichkeit, daß die histogenetisch-entwicklungsgeschichtliche Betrachtungsweise des *Sarracenia*-Blattes, dem bisher so wenig Beachtung geschenkt worden war, mindestens ebenso lohnend erscheint wie die des von jeher diskutierten *Nepenthes*-Blattes.

Zusammenfassung.

1. Die Innervationsverhältnisse des Blattstieles von *Sarracenia* werden einer eingehenden Prüfung unterzogen und dabei folgende Tatsachen sichergestellt.

a) Trotz kreisförmiger Leitbündelanordnung liegt *keine „Unifazialität"* im Stiel vor, da derselbe Bündelkreis (mit einem endoskopen Zentralbündel) bereits im oberen Teil des scheidigen Abschnittes angetroffen wird. Das Unterblatt muß aber nach TROLL unbedingt als bifazial angesprochen werden. Somit findet sich im Stiel von *Sarracenia* dieselbe Pseudounifazialität wie in der Rankenzone von *Nepenthes*.

b) Der Leitbündelkreis des oberen Scheidenteiles kommt dadurch zustande, daß der Dorsalmedianus wie einige seitlich davon gelegene

Bündel sich ventralwärts verzweigen, wobei sich die Abzweigungen mit den bereits vorhandenen Bündeln zu einem Kreis gruppieren. Die Abzweigung des Dorsalmedianus wird in der Regel zum Mittelbündel; von einer Verschmelzung der äußersten Lateralnerven zum Ventralmedianus kann also nicht die Rede sein.

c) Am Blattstielkopf, wo der Kiel bereits stärker hervortritt, wird eine zweite Umgruppierung der Bündel vorgenommen: Ein neuer Leitbündelkreis entsteht dadurch, daß sich die seitlich vom zentralen Bündel gelegenen Nerven gegen dieses hin verlagern, das somit die Rolle des „Ventralmedianus" übernimmt. Alle davon ventralwärts gelegenen Nerven dagegen rücken in der Mediane noch enger zusammen und ordnen sich mehr oder weniger zu einer (bzw. 2) Reihen an, weshalb ihre Xyleme abwechselnd nach zwei verschiedenen Seiten orientiert sein müssen.

d) Dieser selbe Bündelkreis des Blattstielkopfes setzt sich auch in die Schlauchwandung hinein fort.

2. Die histogenetische Untersuchung ergibt, daß die *Sarracenia*-Primordien eine kongenitale Hyponastie über den Vegetationspunkt aufweisen; die primäre Spitze des Blattes wächst mit Hilfe zweischneidiger subepidermaler Initialen.

3. Sehr frühzeitig bildet sich aber auf dem Rücken des Primordiums ein zweiter Wachstumsscheitel heraus, dessen Initialzellen nach dem 3-Z-Rh des Peri-Antiklinal-Typus tätig sind.

4. Die eigentliche Schlauchbildung wird durch subepidermale Periklinalteilungen oberhalb der primären Spitze eingeleitet; dadurch entsteht die Querzone. Diese Periklinalteilungen geben auch den ersten Anstoß zur Bildung eines ausgeprägten Ventralmeristems.

5. Die adaxiale Schlauchwand bildet sich sodann durch Randzellwachstum weiter, das erst kurze Zeit dem 2-Z-Rh, später dem 3-Z-Rh folgt. Schließlich wächst der gesamte Schlauchrand nach dem 3-Z-Rh, wobei das Spitzenwachstum der sekundären Spitze direkt in das Randwachstum der Schlauchmündung übergeht. Später greift jedoch das Längenwachstum auf eine basal-interkalar gelegene Wachstumszone der Schlauchwand über.

6. Die Kielbildung von *Sarracenia* weist äußerlich große Ähnlichkeit mit der von *Iris* auf, welch letztere einzig und allein durch ein stark ausgeprägtes Ventralmeristem aufgebaut wird.

7. Analog den Verhältnissen bei *Iris* verdankt tatsächlich auch der Kiel von *Sarracenia* seine Entstehung der Tätigkeit des Ventralmeristems.

8. Am Übergang vom Stiel zur Scheide und an der Schlauchmündung werden „ruhende" Randanlagen am Kiel angetroffen, die sich direkt in die Scheiden- bzw. Spreitenränder fortsetzen, mit diesen aber entwicklungsgeschichtlich nichts gemeinsam haben. Sie werden

als „sekundäre Randbildungen" bezeichnet. Ihr Auftreten wird so erklärt, daß eine Induktion des Randwachstums von den ursprünglichen Blatträndern ausgeht und auf die ventrale Schlauchwand übergreift.

9. Diese Ergebnisse werden als wesentlich für die Deutung der „doppelten Kielbildung" bei *Heliamphora* herangezogen, wo sich die „ruhenden" Anlagen über die gesamte Kielzone erstrecken und dort ihr Randwachstum entfalten sollen.

10. Das Vorhandensein eines Ventralmeristems in der Kielanlage verrät, daß das *gesamte Oberblatt* von *Sarracenia* trotz der Schlauchbildung *bifazial* gebaut sein muß. Damit wird die Anzahl der unzutreffend für „unifazial" gehaltenen Rund-, Schwert-, Schild- und Schlauchblätter um ein weiteres Beispiel vermehrt.

11. Da bei *Sarracenia* in frühen Entwicklungsstadien eine sekundäre Spitzenbildung stattfindet, entspricht die Blattscheide hier einem Gesamtblatt des Normaltypus; sie entwickelt später noch in geringem Maße Randwachstum, weshalb auch hier bereits primäres Spitzenwachstum in Randwachstum übergeht.

12. Das gesamte Oberblatt von *Sarracenia* aber stellt eine Neubildung am Blatt dar und wäre — was die Übergipfelung anbelangt — mit der sekundären Spitze von *Nepenthes* vergleichbar. Diese sekundäre Spitzenbildung gliedert sich aber hier bei *Sarracenia* in einen mit Kielbildung versehenen Stiel und eine schlauchförmig gestaltete Spreite.

13. Infolge der besonderen Bauverhältnisse kann das *Sarracenia*-Blatt am ehesten mit dem schildförmigen Blatt von *Podophyllum* verglichen werden.

14. In *Sarracenia* ist somit die einzige bisher bekannte Pflanze zu erblicken, deren Schlauchblätter durch Übergipfelung entstehen.

Literatur.

Arber, A.: On the morphology of the pitcher-leaves in *Heliamphora*, *Sarracenia*, *Cephalotus* and *Nepenthes*. Ann. of Bot., N. s. **5**, 563 (1941). — Engler, A., u. K. Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. 17 b, bearbeitet von J. C. Th. Uphof. Leipzig 1936. — Goebel, K.: Pflanzenbiologische Schilderungen, Teil 2. Marburg 1891. — Organographie der Pflanzen, Teil 3. Jena 1923. — Kerner, A. v. Marilaun: Pflanzenleben. Bd. 1, 3. Aufl. Leipzig u. Wien 1913. — Lloyd, F. E.: The carnivorous plants. Waltham (Mass.) 1942. — Roth, I.: Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes, mit besonderer Berücksichtigung von Stipular- und Ligularbildungen. Planta (Berl.) **37**, 299 (1949). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schildblätter. Planta (Berl.) **40**, 350 (1952). — Zur Entwicklungsgeschichte und Histogenese der Schlauchblätter von *Nepenthes*. Planta (Berl.) **42**, 177 (1953). — Thielke, Ch.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte unifazialer Blätter. Planta (Berl.) **36**, 154 (1948). — Troll, W.: Morphologie der schildförmigen Blätter. Planta (Berl.) **17**, 153 (1932). — Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1, Teil 2. Berlin 1939. — Wettstein, R. v.: Handbuch der systematischen Botanik. 4. Aufl. Leipzig u. Wien 1935.

Dr. Ingrid Roth, Botanisches Institut der Universität, München 38, Menzinger Str. 67.

Aufnahmebedingungen.

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photos.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse im Umfang von im allgemeinen höchstens 1 Seite anzufügen.

Anleitung zur Planung und Auswertung von Feldversuchen mit Hilfe der Varianzanalyse

Von Dipl.-Ing. **J. J. Post**. Aus dem Niederländischen übersetzt von Professor Dr. **Cornelia Harte**. Mit 14 Abbildungen. VI, 82 Seiten Gr.-8°. 1952.

Steif geheftet DM 12.—

Inhaltsverzeichnis: Der Mittelwert und der mittlere Fehler. Kurze Einleitung in die Theorie der Varianzanalyse. Der allgemeine Gang der Handlung bei der Auswertung. Blanko-Versuche. Auswertung von Versuchsfeldergebnissen: Versuche mit einem systematischen Faktor. Auswertung von Versuchsfeldergebnissen: Versuche mit zwei systematischen Faktoren. Auswertung von Versuchsfeldergebnissen: Versuche mit drei systematischen Faktoren. Die Auswertung von N-, P-, K-Stufen-Versuchsfeldern. Das Magische Quadrat (Latin-square). Auswertung von Versuchsfeldergebnissen über mehrere Jahre. Korrelations- und Regressionsberechnungen. Die Kovarianz-Methode. Versuchsfeldtechnik. Schemata für Versuchsfelder. Literaturverzeichnis. t-Tabelle, F-Tabelle. Sachverzeichnis.

Aus dem Vorwort zur deutschen Ausgabe:

Die größeren Werke, die sich mit den Grundlagen der biologischen Statistik befassen, sind so umfangreich, daß vielen die Zeit fehlen wird, sie gründlich durchzuarbeiten, während die kurz gefaßten Anleitungen sich fast ausschließlich mit den einfachen Methoden befassen, die für eine ausreichende Auswertung von umfangreichen Versuchsreihen nicht genügen. Die Erkenntnis, daß diese Lücke ausgefüllt werden müßte und auch die modernen statistischen Methoden sich so darstellen lassen, daß sie für Nicht-Mathematiker verständlich und anwendbar sind, veranlaßte Herrn Dipl.-Ing. Post, die vorliegende Darstellung zu schreiben, da auch die englischen Originlarbeiten, denen die dargestellten Methoden entnommen sind, nur wenigen zugänglich sind. Das Buch hat sich für die praktische Auswertung von Versuchsdaten sehr gut bewährt, ist aber durch den holländischen Text der Originalausgabe nur wenig bekannt geworden. Die Übersetzung wurde dadurch veranlaßt, daß auch in deutscher Sprache eine kurze, allgemeinverständliche Darstellung moderner statistischer Methoden, die für biologische Untersuchungen geeignet sind, bisher fehlt. Insbesondere die vollständig ausgearbeiteten Beispiele der Rechenschemata, die sich sinngemäß auf andere Versuche übertragen lassen, deren Brauchbarkeit sich demnach nicht nur auf Feldversuche beschränkt, lassen eine allgemeine Verbreitung des leicht verständlichen Buches wünschenswert erscheinen.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Geist und Wirklichkeit. Kritische Essays

Von Professor Dr. **Kurt Reidemeister**, Direktor des Mathematischen Seminars der Universität Marburg/Lahn. III, 92 Seiten Gr.-8°. 1953.
Englische Broschur DM 8.60

Der systematische (zweite) Teil des Buches trägt den Untertitel „Prolegomena einer kritischen Philosophie". Die Aufgabe, die sich der Verfasser darin stellt, ist, eine Position zu beschreiben und zu begründen, von der aus sich nach der Möglichkeit der Philosophie fragen läßt und von der aus die Grenzen, in welche die Philosophie durch die Wissenschaften gesetzt wird, beurteilt werden können. Die kritische Auseinandersetzung, die dabei zu vollziehen ist, richtet sich gegen den Anspruch der Wesenserkenntnis, der durch eine Vermischung und Vertauschung von Ursprünglichkeit und Geltung a priori entsteht und die gegenwärtige Auffassung des Geistigen um so bequemer beherrscht, als er nicht klar herausgeschält und zur Diskussion gestellt wird. Die Kritik wird ergänzt durch die Abklärung eines Weges zu den Erscheinungen und der vernünftigen Erfahrung von Menschen unter Menschen, ohne Anspruch auf Geltung a priori. Dabei wird z. B. die Entstellung des Schönen, welche durch die Vermischung von Dichtungsverständnis und Wesenserkenntnis entsteht, auch unmittelbar deutlich. Bei der Begründung des Standpunktes spielt die Auffassung der Mathematik als formalen Denkmittels eine wichtige Rolle. Die Essays des ersten Teiles dienen dem Zweck, die allgemeinen und einfachen Züge der mathematischen Denkweise zu vergegenwärtigen.

Drei Dialoge über Raum, Zeit und Kausalität

Von Professor Dr. **George Jaffé**, Department of Physics, Louisiana State University, Louisiana. 211 Seiten Kl.-8°. 1953. Steif geheftet DM 9.60

Mit diesen drei Dialogen macht der Verfasser nicht allein den Physikern, sondern der ganzen Welt der Gebildeten ein Geschenk. Alle drei behandeln Problemkreise der Physik, die in den letzten Jahrzehnten zu verschiedenen Zeiten weite Kreise erregt haben, und zwar die beiden ersten die nichteuklidische Geometrie und Relativitätstheorie — sie sind schon früher veröffentlicht worden —, der letzte das Problem der Kausalität (Determinismus — Indeterminismus). Dieser dritte Dialog, an Umfang so groß wie die beiden ersten zusammen, wird heute, in einer Zeit der Gemeinschaftstagungen von Physikern, Philosophen, Theologen, auf ganz besonderes Interesse stoßen. Es sei nur an die Heisenbergsche Unbestimmtheitsrelation erinnert und die philosophischen Konsequenzen, die daraus zu ziehen oder nicht zu ziehen sind. Die Meisterschaft des Verfassers erweist sich darin, wie er in klarer, einfacher Sprache den Inhalt einer physikalischen Theorie ohne mathematische Formel entwickelt und wie im Zwiegespräch mit dem philosophischen Freund die Grenzen der beiderseitigen Zuständigkeit abgesteckt werden und eine einigende Formel gefunden wird. Ist der Ausgangspunkt ein physikalischer (der Verfasser ist theoretischer Physiker), so ist die Methode doch eher erkenntnistheoretisch, und das eigentliche Anliegen ein solches der Metaphysik. Die Form des platonischen Dialogs ist der Darstellung angenmessen, die Sprache ist bildhaft und edel, und so bereitet die Lektüre des kurzen Werkes jedem Gebildeten einen hohen Genuß. Dazu kommt, daß der Verfasser zu den im Gang befindlichen Diskussionen Entscheidendes zu sagen hat.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Diesem Heft liegt ein Prospekt des Springer-Verlages, Berlin - Göttingen - Heidelberg, bei.

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg.
Printed in Germany.